QE
701
M96
NH

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie u. histor. Geologie

37

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	138 S.	München, 15. 12. 1997

ISSN 0077–2070

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und histor. Geologie

HEFT 37

INHALT

GRIMM, KIRSTEN, I.: *Pseudarcella rhumbleri* SPANDEL, 1909 (Tintinnina) aus dem Rupelium (Oligozän) des Mainzer Beckens 3

GRADL, HORST & GERHARD SCHAIRER: Ammoniten von Kälberberg (Nördliche Frankenalb) (Oberoxford bis Unterkimmeridge) 9

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & SEYED ALI AGHANABATI: Ammoniten aus der Baghamshah-Formation (Callov, Mittlerer Jura) NW Tabas (Zentraliran) 27

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, NERIMAN: Weitere Beiträge zur jungtertiären Fischfauna von Thrakien (Türkei) 41

HALLER-PROBST, MELITTA, S.: Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten 53

RUMMEL, MICHAEL: *Mixocricetodon dehmi* n. gen., n. sp., ein neuer Cricetide (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittelmiozän von Süddeutschland 75

SELMEIER, ALFRED: Fossil wood from Allan Hills and Litell Rocks, Victoria Land, Antarctica 95

SELMEIER, ALFRED: Tertiäre *Lithocarpus* Hölzer aus Bad Abbach (Bayern, Süddeutschland) 119

LEMCKE, KURT: Spuren eines präriesischen Meteoriteneinschlags in Nordbayern 135

SMITHSONIAN
MAR 0 5 1998
LIBRARIES

München, 15. Dezember 1997
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	138 S.	11 Taf.	München, 15. 12. 1997

ISSN 0077–2070

Herausgegeben von Prof. Dr. Dietrich Herm,
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie
und historische Geologie
Redaktion: Prof. Dr. Kurt Heißig

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	3–7	München, 15. 12. 1997

Pseudarcella rhumbleri Spandel, 1909 (Tintinnina) aus dem Rupelium (Oligozän) des Mainzer Beckens

Von Kirsten I. Grimm*)

mit 1 Abbildung

Kurzfassung

Die aus dem Unteren Meeressand des Mainzer Becken beschriebene Tintinnide *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909 wird anhand eines Neotypus neu definiert. Die Art wurde bisher durch Bearbeiter des Mainzer Beckens zu den Foraminiferen gestellt. Es handelt sich dabei jedoch um eine Tintinnide (Tappan & Loeblich 1968).

Abstract

The tintinnid *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909 from the Rupelian (Oligocene) of the Mainz Basin, is rediscribed based on a neotype. Even though Tappan & Loeblich showed as early as 1968 that *Pseudarcella* is a tintinnid, more recent works of the Mainz Basin have still refered to it as being a foraminifera.

Einleitung

Bei der systematischen Bearbeitung der Foraminiferenfauna des Unteren Meeressandes im Mainzer Becken im Rahmen eines Korrelationsversuches von Becken- und Strandfazies während des Rupeliums wurden häufig Individuen der neritischen Tintinnide *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909 gefunden.

Spandel (1909) beschreibt aus den Meeressanden von der Wirtsmühle bei Weinheim und dem Welschberg bei Waldböckelheim „eigentümliche Schalen", die er zu den Foraminiferen stellt. Aufgrund der Einkammerigkeit ordnet er sie zu den Lageniden, fordert aber aufgrund der Abweichung der Schalenform eine neue Gattung. Seitdem wird dieses Mikrofossil im Mainzer Becken den Foraminiferen zugeordnet (Wenz 1921, Jüngst 1932, Doebl & Sonne 1974, Kuster-Wendenburg 1974, Neuffer, Rothausen & Sonne 1978, Sonne 1982). Lediglich Lindenberg (1965) beschreibt *Pseudarcella rhumbleri* als Problematicum aus dem Mainzer Becken und dem inneralpinen Tertiär.

Le Calvez (1959) stellt weitere Arten von *Pseudarcella* aus Belgien auf, hegt aber Zweifel an der Zugehörigkeit dieser Fossilreste zu den Foraminiferen.

*) Dr. Kirsten I.Grimm, Institut für Geowissenschaften, Paläontologie, Johannes-Gutenberg-Universität, D-55099 Mainz

Loeblich & Tappan (1964) ordnen *Pseudarcella rhumbleri* noch den Foraminiferen (Nodosariidae) zu. Tappan & Loeblich (1968) stellen *Pseudarcella rhumbleri* dann aber zu den Tintinniden in die Überfamilie Codonellidea Kent, 1881 und in die Familie Codonellidae Kent, 1881. Sie schließen nun eine Zugehörigkeit zu den Foraminiferen aus, da die große runde Öffnung, das asymmetrische Gehäuse und besonders die imperforate hyalin-kalkige Wandung bei Foraminiferen unbekannt ist, diese Merkmale jedoch für Tintinniden zutreffen.

Pseudarcella rhumbleri ist eine an bewegtes Flachwasser (Küstenfazies) angepaßte benthonische Tintinnide.

Systematik

Unterordnung TINTINNINA (Kofoid & Campell, 1929)

Überfamilie Codonellidea Kent, 1881

Familie Codonellidae Kent, 1881

Pseudarcella Spandel, 1909
[*Arpseudarcellorum* Rhumbler, 1913]

Derivatio nominis: Wegen der Ähnlichkeit mit der Thekamöbe *Arcella*.

Typusart: *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909.

Beschreibung: Lorica kelchförmig mit kalzitischer Wandung und geschlossenem aboralem Ende. Auf der Öffnungsseite breiter Rand mit kurzem, dickem Kragen. Exzentrisch liegt ein kurzes, aborales Horn.

Vergleich mit anderen Gattungen: *Pseudarcella* unterscheidet sich durch ihr exzentrisch gelegenes, aborales Horn und das Fehlen des länglichen dünnen Kragens von äußerlich ähnlichen Arten der Gattung *Codonellopsis* Kofoid & Campbell, 1929.

Pseudarcella rhumbleri Spandel, 1909
(Abb.1a und b)

* 1909 *Pseudarcella rhumbleri* n.sp.- Spandel: S. 143 Taf. 1, Fig. 6.
non 1909 *Pseudarcella italica.* - Spandel: S. 144.
. 1921 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel. - Wenz: S. 103.
. 1932 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel (1909). - Jüngst: S.7.
. 1959 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel.- Le Calvez: S. 90, Taf. 1, Fig. 12 - 14.
v 1965 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909. - Lindenberg: S. 20, Abb.1 und 2.
. 1968 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909. - Tappan & Loeblich: S. 1389, Taf. 167, Fig. 10 und 11.
v 1974 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel, 1909. - Doebl & Sonne: S. 19, Taf. 2, Fig. 10.
. 1974 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel. - Kuster-Wendenburg: Tab. 1 und 11.
. 1978 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel. - Neuffer, Rothausen & Sonne: Tab. 3.
. 1982 *Pseudarcella rhumbleri* Spandel. - Sonne: Tab. 1.

Derivatio nominis: nach Prof. Ludwig Rhumbler, Hann. Minden (1864-1939).

Typen: Die Originale zur Arbeit von Spandel (1909) waren wahrscheinlich im Museum des Naturkundevereins Offenbach hinterlegt, wurden aber im Zweiten Weltkrieg vernichtet. Bisher unbeschriebenes Material der Sammlung Spandel befindet sich jedoch im Forschungsinstitut Senckenberg in Frankfurt am Main. Bei der Durchsicht dieses Materials konnte aber kein Exemplar von *Pseudarcella rhumbleri* gefunden werden. Da die Aufschlüsse an der Wirtsmühle bei Alzey-Weinheim und am Welschberg bei Waldböckelheim heute kein Material mehr liefern und in den zugänglichen Sammlungen kein *Pseudarcella*- Material von diesen

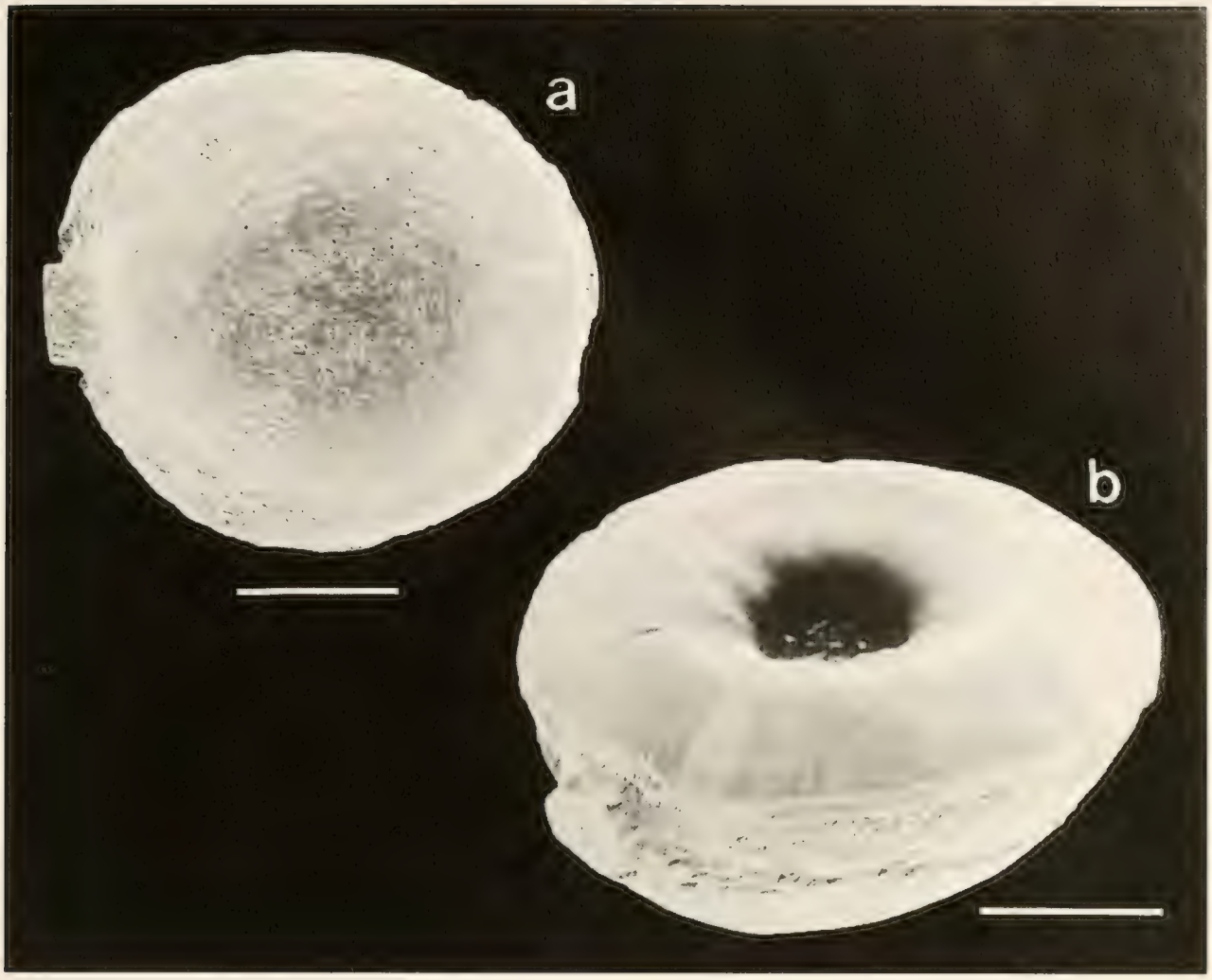


Abb. 1: *Pseudarcella rhumbleri* SPANDEL, 1909 vom Steigerberg / Mainzer Becken (Rupelium/ Oligozän)
a) Aboralseite mit seitlich erkennbarem Kaudalfortsatz
b) Schrägaufsicht auf die Öffnungsseite
Maßstabsbalken = 100 µm

Stellen hinterlegt ist, wird ein Neotypus aus der Sandgrube am Steigerberg gewählt. Als Neotypus wird das Individuum mit der Nr. SMF 56978 (Forschungsinstitut Senckenberg) festgelegt.

Locus typicus: neue Grube am Steigerberg bei Eckelsheim, Rheinland-Pfalz.

Stratum typicum: Unterer Teil des Unterer Meeressand, Rupelium, Oligozän.

Material: ca. 50 Individuen vom Steigerberg und weitere Individuen von verschiedenen Meeressand-Aufschlüssen. Die von LINDENBERG (1965) abgebildeten und in der Bayerischen Staatsammlung für Geologie und Paläontologie in München unter den Nummern 2325, 2326 und 2327 hinterlegten Hypotypoide von *Pseudarcella rhumbleri* konnten dort nicht gefunden werden, jedoch das von Oberbayern und Tirol genannte Material.

Maße: Mittlerer Durchmesser der Lorica auf der Öffnungsseite ca. 0.38 mm (variiert zwischen 0.32 und 0.45 mm).

Beschreibung: Es handelt sich um stumpf-kegel- bis kelchförmige, einkammerige Gehäuse (Lorica) mit großer, runder Öffnungsseite. Die Öffnung liegt zentral eingesenkt auf der Öffnungsseite. Die Ränder der großen, runden Öffnung sind abgerundet. Manchmal tritt um die Öffnung herum eine radiale Streifung auf. Die Peripherie der Lorica ist abgerundet winklig, gelegentlich etwas wulstartig verdickt. Auf der Oberseite befindet sich seitlich eine röhrenförmige Pseudoöffnung, deren Achse parallel zur Öffnungsseite liegt. Diese Pseudoöffnung

reicht nicht bis ins Kammerinnere und wird von TAPPAN & LOEBLICH (1968) als stumpfes aborales Horn in exzentrischer Position bezeichnet. Es handelt sich dabei um den Kaudalfortsatz. Bei gut erhaltenen Individuen sind undeutliche Anwachslinien erkennbar, die senkrecht zur Wachstumsrichtung die Lorica umlaufen. Die Wandung der Lorica ist kalzitisch-hyalin und imperforat.

Vergleich mit anderen Arten: *Pseudarcella rhumbleri* unterscheidet sich von *Pseudarcella patella* GALLOWAY & HEMINWAY, 1941 aus der Lares-Formation, Oberoligozän von Puerto Rico durch ihre Größe und den seitlich gelegen Kaudalfortsatz. Die fragliche Art *Pseudarcella italica* SPANDEL, 1909 ist dagegen größer, dickschaliger und besitzt einen Ringwall auf der Öffnungsseite, der die kreisförmige Öffnung in einiger Entfernung umgibt.

Bemerkungen: Sowohl von SPANDEL (1909) wie auch von LE CALVEZ (1959) wird der seitliche Kaudalfortsatz nicht erkannt. Bei ersterem wohl aufgrund der schlechten Vergrößerungsmöglichkeiten, bei letzterer wahrscheinlich mangels Originalmaterial.

Mit der Erstbeschreibung von *Pseudarcella rhumbleri* nennt SPANDEL (1909: 144) die neue Art *Pseudarcella italica* von Priabona und Falgare bei Schio in Norditalien. Er verweist dabei auf eine spätere Arbeit, die aber aufgrund seines plötzlichen Todes nicht mehr erschien. Die Unterlagen für diese Arbeit sind heute verloren. Nach den Regeln der zoologischen Nomenklatur ist diese Namensfestlegung in Verbindung mit der mitgeteilten Beschreibung aber gültig. Es konnte jedoch bisher kein Neotypus festgelegt werden, da von den oben genannten Fundorten kein Material vorliegt. Vermutlich entstammte das Originalmaterial für diese weitere Art aus den „Calcarenite di Castelgomberto" (Rupelium).

Regionale und stratigraphische Reichweite: *Pseudarcella rhumbleri* tritt im gesamten Unteren Meeressand am Steigerberg bei Eckelsheim sehr häufig auf, gelegentlich auch an der Trift bei Weinheim und in der Sandgrube Müller & Schmidt bei Wöllstein. Selten ist die Tintinnide am Zeilstück bei Weinheim und in der Sandgrube Siefersheim anzutreffen. SPANDEL (1909) beschreibt *Pseudarcella rhumbleri* von Weinheim und Waldböckelheim, sowie aus dem Unteren Rupelton von Hartmannsweiler aus dem Elsaß. LINDENBERG (1965) nennt die Art weiterhin aus dem Unteroligozän vom Kohlenbach bei Schwend in Tirol, aus dem Schopf- und Kaiserwaldgraben nördlich von Aschau bei Niederndorf, Tirol und aus dem Pötschbichlgraben bei Reit im Winkel, Oberbayern.

Danksagung

Ich danke Herrn Dr. Th. Jellinek (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/ Main) und Herrn Prof. Dr. A.V. Altenbach (Universitätsinstitut für Paläontologie und historische Geologie, München) für die Hilfe bei der Suche von Typusmaterial. Für die Bereitstellung von Probenmaterial sowie für die Hilfe bei den REM-Aufnahmen danke ich Herrn Dipl.-Geol. Th. Grießemer und für die Übersetzung des Abstracts Herrn Dr. G. McGowan (Institut für Geowissenschaften, Mainz). Frau Dr. D. Spiegler (Geomar, Kiel) möchte ich für die Hilfe bei der Literaturrecherche und meinem Ehemann Dipl.- Geol. M.C. Grimm (Mainz) für die Durchsicht des Manuskriptes und die Diskussionen danken. Außerdem möchte ich mich bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des Postdoktorandenstipendiums Gr 1431/1-1 bedanken.

Literatur

Calvez, Y. Le (1959): Étude de quelques Foraminifères nouveaux du Cuisien Franco-Belge.– Rev. Micropaléont., **2**: 88–94, 1 Taf.; Paris.

Doebl, F. & Sonne, V. (1974): Mikrofauna und -flora des Unteren Meeresandes (Rupel), 1. Sandgrube am Steigerberg bei Wendelsheim (Mainzer Becken), b) Foraminiferen und Nannoplankton.– Mainzer geowiss. Mitt., **3**: 13–67, 2 Tab., 10 Taf.; Mainz.

Jüngst, H. (1932): Foraminiferen des Tertiärs.- [In:] Salomon-Calvi, W.[ed.] Oberrheinischer Fossilkatalog.– Heft **6**: 1–47; Stuttgart.

Kuster-Wendenburg, E. (1974): Fazielle, biostratonomische und feinstratigraphische Untersuchungen dreier Meeressandvorkommen (Rupelium) im Mainzer Tertiärbecken.-Geol. Jb., A **22**: 1–107, 65 Abb., 16 Tab.; Hannover.

Lindenberg, H.G. (1965): Problematica aus dem inneralpinen Tertiär *Pseudarcella* Spandel, emend. und *Bicornifera* n.g.– N. Jb. Geol. Pal. Mh, **1965**: 18–29, 6 Abb.; Stuttgart.

Loeblich, A. & Tappan, H. (1964): Saccordina chiefly „Thecamoebians" and Foraminiferida. -[In:] Moore, R.C.[ed.] Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2: I-XXXI+1–900, 5311 Fig.; Lawrence/ Kansas.

Neuffer, F.O., Rothausen, K. & Sonne, V. (1978): Fossilführende Rinnenfüllungen im Unteren Meeressand an einer Insel-Steilküste des Mitteloligozän-Meeres (Steigerberg bei Eckelsheim, Mainzer Becken).- Mainzer geowiss. Mitt., **6**: 99–120, 4 Tab.,8 Abb.; Mainz.

Sonne, V. (1982): Bestandsaufnahme der Foraminiferen und Ostrakoden im „prä-aquitanen" Tertiär des Mainzer Beckens.- Mainzer geowiss. Mitt., **10**: 37–82, 2 Abb.; Mainz.

Spandel, E. (1909): Der Rupelton des Mainzer Beckens, seine Abteilungen und deren Foraminiferenfauna, sowie einige weitere geologisch-paläontologische Mitteilungen über das Mainzer Becken.– Ber. Offenbacher Ver. Naturkde., **43-50**: 57–230, 2 Taf.; Offenbach.

Tappan, H. & Loeblich, A. (1968): Lorica composition of modern and fossil tintinnida (ciliate protozoa), systematics, geologic distribution, and some new tertiary taxa.– J. Paleont., **42**, 6: 1378–1394, 1 Fig., 7 Taf.; Tulsa/ Oklahoma.

Wenz, W. (1921): Das Mainzer Becken und seine Randgebiete.– S.1-352, 39 Taf., Heidelberg.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	9–26	München, 15. 12. 1997

Ammoniten von Kälberberg (Nördliche Frankenalb) (Oberoxford bis Unterkimmeridge)

Von Horst Gradl & Gerhard Schairer*)

Mit 2 Abbildungen und 4 Tafeln

Kurzfassung

Das Profil im Steinbruch bei Kälberberg (Nördliche Frankenalb, 40 km N Nürnberg, Bayern) umfaßt Oberoxford (Galar-Subzone) und Unterkimmeridge (Platynota-Zone und unterste Hypselocyclum-Zone). Bemerkenswerte und z.T. stratigraphisch wichtige Ammoniten sind: *Sutneria, Cymaceras, Ardescia, Parataxioceras* und *Schneidia*. Anhand von *Sutneria galar, S. platynota* und Ataxioceratinae läßt sich die Bankfolge zeitlich einstufen. Das gemeinsame Vorkommen von *Sutneria platynota, Cymaceras* und einigen Arten von *Ardescia* belegen, daß *Cymaceras* schon in der obersten Platynota-Zone auftritt.

Abstract

The quarry Kälberberg (40 km N of Nürnberg, Northern Franconian Alb, Bavaria, Germany) open up limestones and marls of the Upper Oxfordian (Galar subzone) and Lower Kimmeridgian (Platynota zone to lowermost Hypselocyclum zone, Hippolytense subzone, Lussasense horizon). The most interesting ammonites are: *Sutneria, Cymaceras, Ardescia, Parataxioceras,* and *Schneidia*. By mean of *Sutneria platynota* and some *Ardescia, Cymaceras* starts in the uppermost Platynota zone.

Einleitung

Der aufgelassene Steinbruch bei Kälberberg liegt ca. 6 km NNE Markt Buttenheim (Blatt 6132 Buttenheim, 1:25.000; vgl. a. Meyer, 1979, Geol. Karte). Er erschließt oberes Oxford (Planula-Zone, Galar-Subzone) und unteres/mittleres Unterkimmeridge (Platynota-Zone bis unterste Hypselocyclum-Zone, Hippolytense-Subzone, Lussasense-Horizont).

In der näheren Umgebung wurde beim Aushub für ein Gemeinschaftshaus am Ortsausgang von Tiefenhöchstadt Callov erschlossen mit: *Macrocephalites, Binatisphinctes, Hecticoceras* und *Kosmoceras* (Aufsammlungen von Herrn H. Gradl). Aufsammlungen von Herrn H. Winkler, Nürnberg, im Bereich von Hochstall lieferten neben Perisphinctiden, Aspidoceraten u. a. *Streblites* und *Creniceras dentatum* (Reinecke), ein interessanter Beitrag zur Kenntnis der jüngeren Schichten in diesem Bereich. Herr H. Gradl selbst fand auf den Feldern

*) H. Gradl, Propsteistraße 208, D-90455 Nürnberg; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München.

über dem Steinbruch neben *Taramelliceras, Creniceras dentatum,* Ataxioceratinae und Raseniinen: *Idoceras balderum* (Oppel), darunter ein Stück mit Mundsaum.

Das hier bearbeitete Material wurde von Herrn Horst Gradl, Nürnberg, einer der Autoren, seit Sommer 1994 Bank für Bank aufgesammelt. Herr Gradl machte sich schon früher verdient durch horizontierte Aufsammlungen im Steinbruch Winnberg b. Sengenthal, Neumarkt/Opf. (vgl. Zeiss, 1989; Gradl, 1992). Unterstützt wurde er durch seine Frau Georgine Gradl, eine tatkräftige und geduldige Helferin bei seinem Hobby. Die langjährigen Aufsammlungen von Herrn Gradl bei Kälberberg wurden von Herrn Ottmar Weiss, Tiefenhöchstadt, dem Besitzer des Areals, gefördert und durch mannigfache Hilfestellungen unterstützt.

Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. Bergmeier, die Zeichenarbeiten von Herrn K. Dossow, München, ausgeführt. Herr G. Fuchs und Herr H. Mertel, München, fertigten Dünnschliffe an. Ein Teil des Materials wurde von Herrn U. Projahn präpariert. Das Material wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, unter der Inventarnummer 1997 IX aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
Nw%	Nabelweite in % des Dm
SR	Anzahl der Sekundärrippen auf 10 UR
UR	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1 Umgang
UR/2	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1/2 Umgang
Wh%	Windungshöhe in % des Dm

Bemerkungen zur Ammonitenfauna

?Adabofoloceras sp.
Taf.1, Fig. 5

M a t e r i a l. Ein etwas verdrücktes, z. T. unvollständig erhaltenes, vollständig gekammertes Exemplar (Dm 65 mm). Bank 18. 1997 IX 1.

B e m e r k u n g e n. Die Lobenlinie ist so schlecht erhalten, daß eine exakte Zuordnung nicht möglich ist. Die Berippung besteht aus breiten, wulstartigen Rippen im Bereich der Externseite. Auf der Flanke werden die Rippen schwächer und dünnen gegen den Nabel hin aus. In der Nähe des Nabels ist z. T. eine Spaltung zu erkennen. Dies könnte für eine Zugehörigkeit zu *Adabofoloceras* sprechen.

Von *Partschiceras* unterscheidet sich das Stück durch das Fehlen der feinen Streifung der Externrippen. *Phyllopachyceras* unterscheidet sich durch eine Berippung, deren Spaltpunkte weiter extern liegen (vgl. Joly, 1976).

V o r k o m m e n. Nach Joly (1976: 119–142) kommt *Adabofoloceras* zwischen oberem Bathon und oberem Oxford vor.

Taramelliceras (Metahaploceras) nodosiusculum (Fontannes)
Taf.1, Fig. 10

v 1991 *Taramelliceras (Metahaploceras) nodosiusculu*m (Fontannes) – Schairer & Schlampp: 110; Taf. 3, Fig. 23.

M a t e r i a l. 2 Exemplare: ein Stück aus Bank 8 (max. Dm 54 mm; Phragmokon. 1997 IX 2), 1 Stück aus Bank 1 (max. Dm 42 mm; Phragmokon-Dm 25 mm. 1997 IX 3).

Abb. 1: Der aufgelassene Steinbruch bei Kälberberg. Links Gesamtansicht; rechts: die Grabungsstelle von HORST GRADL mit Banknumerierung.

Merkmalswerte von *T. (M.) nodosiusculum*

	Dm	Nw%	Wh%	UR/2	SR
1997 IX 2	50	22	50	10	44

V o r k o m m e n. Die Art ist sicher in der untersten Hypselocyclum-Zone belegt (vgl. SCHAIRER & SCHLAMPP, 1991). Zu weiteren Vorkommen vgl. HÖLDER (1955: 138).

Cymaceras (Cymaceras) guembeli (OPPEL)
Taf. 1, Fig. 1

v 1991 *Cymaceras (Cymaceras) guembeli* (OPPEL, 1862) – SCHAIRER & SCHLAMPP: 103; Taf. 1, Fig. 1–22; Taf. 2, Fig. 1–3; Abb. 2, 3A.

M a t e r i a l. 68 Stücke: Bank 8: 26; Bank 7/8: 1; Bank 6/7: 7; Bank 6: 25; Bank: 5/6: 5; Bank 5: 3; Bank 4: 1.

B e m e r k u n g e n / V o r k o m m e n. Die Exemplare von Kälberberg passen gut in die Variabilität, die SCHAIRER & SCHLAMPP (1991) dargestellt haben. Die Art scheint in der untersten Hypselocyclum-Zone vorzukommen.

Cymaceras (Cymaceras) franziskae SCHAIRER & SCHLAMPP
Taf. 1, Fig. 2

v 1991 *Cymaceras (Cymaceras) franziskae* nov.sp. – SCHAIRER & SCHLAMPP: 107; Taf. 2, Fig. 4.

M a t e r i a l. 1 Stück: Bank 10. 1997 IX 5.

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar hat einen Dm von 26 mm und ist bis Dm 20 mm gekammert. Der Phragmokon ist in Limonit und Kalzit erhalten. Vom Holotypus unterscheidet sich dieses Stück durch eine gröbere Berippung. Im Gesamthabitus weicht es nicht vom Holotypus ab.

V o r k o m m e n. *C. franziskae* kommt in der Bank vor, in der auch das höchste Vorkommen von *Sutneria platynota* nachgewiesen wurde (Bank 10).

Bemerkungen zu *Cymaceras (Cymaceras)*

Die drei von *Cymaceras (Cymaceras)* beschriebenen Arten unterscheiden sich in der Ornamentierung und Wellung des Gehäusese. *C. franziskae* ist relativ grob und stumpf berippt, *C. guembeli* im Vergleich dazu feiner, *C. perundatum* WEGELE nochmals feiner. Die Tiefe der Wellung des Gehäuses nimmt in gleicher Reihenfolge zu: Bei *C. franziskae* erfaßt sie nur die äußeren Teile, bei *C. guembeli* reicht sie bis zur Hälfte des äußeren Flankenteils, bei *C. perundatum* bis an die laterale Knotenreihe. Ebenso verändert sich die Zahl der Wellen, die bei C. franziskae relativ hoch ist bei *C. perundatum* deutlich geringer.

Auch im zeitlichen Vorkommen scheinen Unterschiede vorhanden zu sein: *C. franziskae* dürfte in der obersten Platynota-Zone bis ? tiefster Hypselocyclum-Zone, unterster Lussasense-Horizont vorkommen, *C. guembeli* im Lussasense-Horizont, untere Hippolytense-Subzone, Hypselocyclum-Zone, *C. perundatum* im Hippolytense-Horizont, Hippolytense-Subzone, Hypselocyclum-Zone (für letztere Art: frdl. Mitt. E. MOOR, Stein am Rhein, Material vom Randen).

Cymaceras (Trochiskioceras) bidentosum (QUENSTEDT)
Taf. 1, Fig. 4

v 1991 *Cymaceras (Trochiskioceras) bidentosum* (QUENSTEDT, 1856/1857) – SCHAIRER & SCHLAMPP: 109; Taf. 2, Fig. 9–25; Taf. 3, Fig. 1–14; Abb. 3B, 4.

M a t e r i a l. 90 Stücke: Bank 8: 35; Bank 7/8: 1; Bank 7: 10; Bank 6/7: 16; Bank 6: 18; Bank 5/6: 6; Bank 4: 3; Bank 1: 1.

B e m e r k u n g e n / V o r k o m m e n. Die Exemplare von Kälberberg fügen sich gut in die Variation dieser Art ein, die SCHAIRER & SCHLAMPP (1991) publiziert haben. Die Art hat etwa eine gleichartige Häufigkeitsverteilung wie *C. (C.) guembeli*, reicht aber bis in Bank 1 hinauf. Zur stratigraphischen Verbreitung vgl. *C. (C.) guembeli.*

Ochetoceras (Ochetoceras) cf. *canaliferum* (OPPEL)
Taf.1, Fig. 9

v 1991 *Ochetoceras (Ochetoceras)* cf. *canaliferum* (OPPEL) – SCHAIRER & SCHLAMPP: 110; Taf. 6, Fig. 2.

M a t e r i a l. Ein verdrücktes, etwas unvollständig erhaltenes Exemplar (max Dm 57 mm; Phragmokon-Dm 48 mm). 1997 IX 7.

V o r k o m m e n. Die Art scheint ab dem Oberoxford vorzukommen (SCHAIRER, 1984: 34).

Sutneria galar (OPPEL)
Taf. 1, Fig. 6

v 1959 *Sutneria galar* (OPPEL) – BARTHEL: 59; Taf. 6, Fig. 8–10; Abb. 4e,f, 5.
?v 1991 *Sutneria* aff. *galar* (OPPEL) – SCHAIRER & SCHLAMPP: 111; Taf. 3, Fig. 19.
1996 *Sutneria galar* (OPPEL, 1863) – OLORIZ & RODRIGUEZ-TOVAR: 858; Taf. 1, Fig. 21–29; Abb. 5, 6 A–E.

M a t e r i a l. 22 Exemplare: Bank: 46: 1; Bank: 44: 1; Bank 43: 1; Bank 37: 1; Bank 35: 3: Bank 34: 12; Bank 32: 3.

B e m e r k u n g e n. Stratigraphisch interessant ist die Häufigkeit des Vorkommens dieser Art in den Bänken 35–32, bemerkenswert auch das Auftreten von *Sutneria platynota* ab Bank 29.

V o r k o m m e n. Die Art gilt als Leitfossil für das obere Oberoxford, Planula-Zone, Galar-Subzone (vgl. u. a. SCHLEGELMILCH, 1994: 14; Tab. 2).

Sutneria platynota (REINECKE)
Taf. 1, Fig. 7; Taf. 2, Fig. 1–10

v 1970 *Sutneria (Sutneria) platynota* (REINECKE, 1818) – SCHAIRER: 153–174; Taf. 1–2; 13 Abb.
1996 *Sutneria platynota* (REINECKE, 1818) – OLORIZ & RODRIGUEZ – TOVAR: 856; Taf. 1, Fig. 1–20; Abb. 4.

M a t e r i a l. 176 Exemplare: Bank 29: 2; Bank 27:2; Bank 21: 15; Bank 20: 2; Bank 19: 4; Bank 18/19: 1; Bank 18: 95; Bank 17: 7; Bank 16: 39; Bank 15/16: 3; Bank 15: 1; Bank 14: 1; Bank 13: 1; Bank 11: 2; Bank 10: 1.

B e m e r k u n g e n. Die Stücke aus den Bänken 29 und 27 sind typische Formen aus der unteren Platynota-Zone. Die Exemplare aus den Bänken 21–19 dürften aus der mittleren Platynota-Zone stammen (mit Tendenz zur oberen Platynota-Zone). Für diese Einstufung können auch die Ataxioceratinae herangezogen werden. Die Formen aus den Bänken 18 bis 10 repräsentieren die obere Platynota-Zone, zusammen mit *Orthophinctes (Ardescia) schaireri* ATROPS (vgl. a. VEIT, 1936: 80–81). In der obersten Platynota-Zone scheint sich eine gegenläufige Entwicklung der Art zu manifestieren: Die Exemplare werden kleiner, die Rippen ohne Knoten vor der Knotenreihe werden seltener.

V o r k o m m e n. Die Art gilt als Leitfossil für das unterste Unterkimmeridge (vgl. u. a. SCHLEGELMILCH, 1994: 14; Tab. 2).

Sutneria hoelderi ZEISS
Taf. 1, Fig. 8

1979 *Sutneria hoelderi* n. nom. – ZEISS: 268; Abb. 2, Fig. 5.
v 1991 *Sutneria hoelderi* ZEISS – SCHAIRER & SCHLAMPP: 111; Taf. 3, Fig. 17,18.

M a t e r i a l. 4 Exemplare: Bank 6/7: 1 (1997 IX 20); Bank 4: 2 (1997 IX 22, 23); Bank 2: 1 (1997 IX 24).

B e m e r k u n g e n. Die Stücke von Kälberberg stimmen gut mit denen von Esselberg überein.

V o r k o m m e n: Die Art scheint ab der untersten Hypselocyclum-Zone vorzukommen.

Idoceras (Subnebrodites) sp.
Taf. 1, Fig. 3

?v 1991 *Nebrodites* sp. – SCHAIRER & SCHLAMPP: 113; Taf. 3, 16.
v 1995 *Idoceras (Subnebrodites)* sp. – SCHAIRER & SCHLAMPP: 54; Taf. 1, Fig. 1, 2, 4.

M a t e r i a l. Ein flachgedrücktes, z. T. unvollständig erhaltenes Exemplar (Dm ca. 26 mm); Bank 30. 1997 IX 21.

B e m e r k u n g e n. Von *Geyssantia* MELENDEZ (1989; Bimammatum-Zone) unterscheidet sich diese Form im Windungsquerschnitt. Er ist bei *Geyssantia* schlank, etwa hochrechteckig, bei *I. (S.)* sp. rundlich bis subquadratisch.

V o r k o m m e n. Nach dem bisherigen Kenntnisstand scheint diese Form im Grenzbereich Oberoxford/Unterkimmeridge, mit Schwerpunkt im untersten Unterkimmeridge, vorzukommen.

Orthosphinctes (Orthosphinctes) polygyratus (REINECKE)
Taf. 3, Fig. 1

1982 *Orthosphinctes (m.Orthosphinctes) polygyratus* (REINECKE) – ATROPS: 51; Taf. 11, Fig. 1–3; Taf. 12, Fig. 1–4; Taf. 13, Fig. 1–3; Taf. 14, Fig. 1–2; Taf. 16, Fig. 1, 3; Abb. 9; Tab. 1.

M a t e r i a l. 6 Exemplare: Je eines aus den Bänken 27 (1997 IX 26), 29 (1997 IX 27), 31 (1997 IX 28), 33 (1997 IX 25), 34 (1997 IX 29), 42 (1997 IX 30).

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 55) kommt die Art in der Planula-Zone (vor allem Galar-Subzone) und der unteren Platynota-Zone (Orthosphinctes-Subzone) vor.

Orthosphinctes (Ardescia) proinconditus (WEGELE)
Taf. 2, Fig. 11

1929 *Ataxioceras stromeri* n. sp. – WEGELE: 65 (159); Taf. 7 (11), Fig. 3.
1982 ? *Orthosphinctes (m. Ardescia) proinconditus* (WEGELE) – ATROPS: 91.

M a t e r i a l. Ein weitgehend gekammertes Exemplar; Bank 23. 1997 IX 31.

Merkmalswerte von *O. (A.) proinconditus*

	Dm	Nw%	Wh%	SR
1997 IX 31	57	46	32	29

B e m e r k u n g e n. Das Stück (max. Dm 58 mm) ist bis Dm 53 mm gekammert. Die Berippung auf den inneren Windungen ist dichter als auf der Außenwindung. Die Rippeneinheiten auf der äußeren Hälfte der letzten Windung sind biplikat mit Schaltrippen. In Nabelweite und Berippungstyp besteht gute Übereinstimmung mit dem angeführten Original zu WEGELE.

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 95) kommt die Art in der mittleren Platynota-Zone, Desmoides-Subzone, vor.

Orthosphinctes (Ardescia) inconditus (FONTANNES)
Taf. 2, Fig. 12

M a t e r i a l. 3 Exemplare: 2 Stücke aus Bank 9 mit Resten der Wohnkammer (1997 IX 32–33); ein Stück (Phragmokon), Bank 14 (1997 IX 34).

Merkmalswerte *O. (A.) inconditus*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 32	64	45	33	35	31

B e m e r k u n g e n. *O. (A.) inconditus* läßt sich derzeit von *O. (A.) proinconditus* nur dann trennen, wenn man die genaue Fundschicht kennt (vgl. ATROPS, 1982).

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 112) kommt die Art in der Hypselocyclum-Zone, Hippolytense-Subzone (Basis der Lothari-Subzone) vor.

Orthosphinctes (Ardescia) aff. *desmoides* (WEGELE)
Taf. 3, Fig. 2

1929 *Ataxioceras* n. sp. aff. *desmoides* – WEGELE: Taf. 6 (10), Fig. 5.

M a t e r i a l. Ein Exemplar (bis 62 mm Dm gekammert), Bank 21. 1997 IX 35.

B e m e r k u n g e n. Das Stück stimmt in Nabelweite und Berippung gut mit dem Original zu WEGELE (1929) überein.

V o r k o m m e n. *O. (A.) desmoides* kommt nach ATROPS (1982: 82) in der Platynota-Zone, Desmoides-Subzone, vor.

Orthosphinctes (Ardescia) cf. *desmoides debelmasi* ATROPS
Taf. 3, Fig. 3

M a t e r i a l. Ein Exemplar, Bank 18. 1997 IX 36.

B e m e r k u n g e n. Das Stück ist bis 48 mm Dm gekammert. In Nabelweite und Berippung paßt es gut in die Variation, die ATROPS (1982) angibt. Insbesondere vergleichbar ist das Original zu Taf. 17, Fig. 5.

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 86) kommt die Unterart in der höheren Platynota-Zone, Desmoides-Subzone und unteren Guilherandense-Subzone, vor.

Orthosphinctes (Ardescia) sp.
Taf. 3, Fig. 5

v 1991 *Orthosphinctes (Ardescia)* aff. *desmoides desmoides* (WEGELE) – SCHAIRER & SCHLAMPP: 111; Taf. 4, Fig. 3.

M a t e r i a l. Ein Exemplar, Bank 7. 1997 IX 37.

Merkmalswerte von *O. (A.)* sp.

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 37	86	44	31	32	43

B e m e r k u n g e n. Das fast vollständig erhaltene Stück (Phragmokon-Dm 55 mm) ist weiter genabelt als das Original von Esselberg und weist mehr Sekundärrippen auf. Auffallend ist die große Anzahl an Parabelbildungen.

Orthophinctes (Ardescia) sp. ex gr. *O. (A.) enayi* ATROPS
Taf. 4, Fig. 1

M a t e r i a l. Ein Exemplar, Bank 22. 1997 IX 38.

B e m e r k u n g e n. Das Stück (Dm 80 mm) ist dicht berippt. Die Rippeneinheiten sind polygyrat bzw. biplikat mit Schaltrippen, wenige biplikat. In Berippungsdichte und Nabelweite könnte das Stück eine Innenwindung bzw. ein jugendliches Exemplar zu *O. (A.) enayi* darstellen.

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 71; Abb. 64) kommt die Art in der Platynota-Zone, unterer Teil der Desmoides-Subzone, vor.

Orthosphinctes (Ardescia) schaireri Atrops
Taf. 4, Fig. 2

1982 *Orthosphinctes (Ardescia) schaireri* nov. sp. – Atrops: 97; Taf. 4, Fig. 3–4; Taf. 6, Fig. 12; Taf. 28, Fig. 2–3.

M a t e r i a l. 10 Exemplare: Bank 13: 1 (cf.; 1997 IX 47); Bank 16: 4 (1997 IX 39–42); Bank 18: 4 (1997 IX 43–46); Bank 21: 1 (cf.; 1997 IX 48).

Merkmalswerte von *O. (A.) schaireri*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 39	82	45	32	46	22

B e m e r k u n g e n. Die Stücke von Kälberberg passen gut in die von Atrops (1982: 97–102) angegebene Variabilität dieser Art.
V o r k o m m e n. Nach Atrops (1982: 102) kommt die Art in der oberen Platynota-Zone, Guilherandense-Subzone, vor.

Ataxioceras (Parataxioceras) ?geniculatum Wegele
Taf. 4, Fig. 3

? 1929 *Ataxioceras geniculatum* n. sp. – Wegele: 165 (71); Taf. 11(7), Fig. 9.

M a t e r i a l. Ein mit Mundsaum erhaltenes, wenig verdrücktes Exemplar (max. Dm 66 mm; Phragmokon-Dm 41 mm), Bank 4. 1997 IX 49.

Merkmalswerte von *A. (P.) ?geniculatum*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 49	63	35	40	31	49

B e m e r k u n g e n. Das Stück unterscheidet sich von der Originalabbildung durch die etwas geringere Nabelweite und die zahlreicheren polyploken Rippeneinheiten (vgl. a. Atrops, 1982).
V o r k o m m e n. Nach Wegele (1929) kommt die Art in der „Suberinum-Zone" vor, Atrops (1982: 208) gibt dafür die Hypselocyclum-Zone an.

Ataxioceras (Parataxioceras) ?latifasciculatum Wegele
Taf. 4, Fig. 5

? 1929 *Ataxioceras latifasciculatum* n. sp. – Wegele: 164(70); Taf. 12 (7), Fig. 4.

M a t e r i a l. Ein bis 50 mm Dm gekammertes, verdrücktes und etwas unvollständig erhaltenes Exemplar (erhaltener Dm 88 mm), Bank 8. 1997 IX 50.

Merkmalswerte von *A. (P.) ?latifasciculatum*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 50	74	38	36	37	42

B e m e r k u n g e n. Von der Originalabbildung unterscheidet sich das Stück durch eine dichtere Berippung der inneren Windungen und in diesem Bereich geringere Anzahl an Sekundärrippen. Atrops (1982: 199) stellt die Art zu *Ataxioceras (Parataxioceras) lothari lothari* (Oppel).

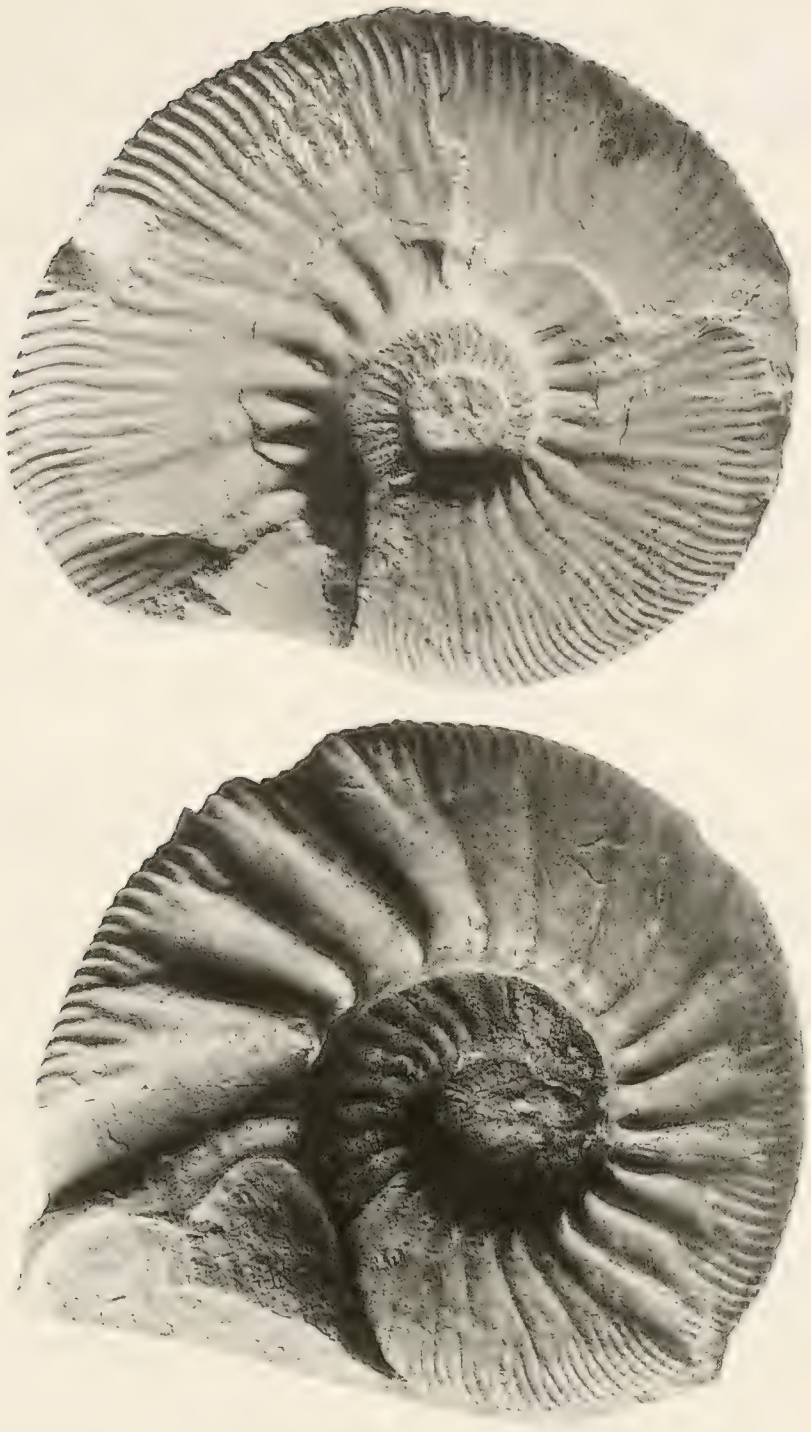


Abb. 2: oben: *Ataxioceras (Schneidia) lussasense* ATROPS, Bank 1, 1997 IX 57, x1; unten: *Ataxioceras (Parataxioceras) pseudoeffrenatum* WEGELE, Bank 1, 1997 IX 51, x1.

V o r k o m m e n. Nach WEGELE (1929) kommt die Art in der „Suberinum-Zone" vor. ATROPS (1982: 205) gibt als häufigstes Auftreten von *A. (P.) l. lothari* die Lothari-Subzone, obere Hypselocyclum-Zone, an.

Ataxioceras (Parataxioceras) pseudoeffrenatum WEGELE
Abb. 2, unten

v 1929 *Ataxioceras pseudo-effrenatum* – WEGELE: 165 (71); Taf. 12 (8) Fig. 5.

M a t e r i a l. Ein mit Mundsaum erhaltenes, leicht verdrücktes Exemplar (max. Dm 80 mm; Phragmokon-Dm 40 mm), Bank 1. 1997 IX 51.

Merkmalswerte von *A. (P.) pseudoeffrenatum*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 51	75	39	36	24	61
1927 I 502	71	38	37	23	58 (Holotyp)

B e m e r k u n g e n. Das Stück von Kälberberg stimmt gut mit dem Original zu WEGELE überein (vgl. a. ATROPS, 1982). Ein gewisser Unterschied besteht in der größeren Anzahl an Sekundärrippen.

V o r k o m m e n. WEGELE (1929) führt die Art aus der „Suberinum-Zone" an.

Ataxioceras (Parataxioceras) sp.
Taf. 3, Fig. 4

M a t e r i a l. Ein wenig verdrücktes, leicht korrodiertes und fast vollständig gekammertes Exemplar (max. Dm 64 mm), Bank 8. 1997 IX 52.

Merkmalswerte von *A. (P.)* sp.

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 52	64	36	38	28	38

B e m e r k u n g e n. Das Stück weist auf der letzten Windung zahlreiche polyploke Rippeneinheiten auf. Die UR spalten etwa um Flankenmitte, die Spaltpunkte sind z. T. klar zu erkennen, z. T. sind die Spaltrippen nicht mit der Hauptrippe verbunden. Durch dieses Rippenbild entsteht eine gewisse Ähnlichkeit mit *Ataxioceras (Schneidia).*

V o r k o m m e n. Nach den bisherigen Erkenntnissen scheint die Art in der untersten Hypselocyclum-Zone, knapp über der Platynota-Zone, vorzukommen.

Ataxioceras (Schneidia) guilherandense ATROPS
Taf. 4, Fig. 4

1982 *Ataxioceras (m. Schneidia) guilherandense* nov. sp. – ATROPS: 158; Taf. 2, Fig. 5; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 6, Fig. 1–6, 9–10; Taf. 23, Fig. 4–5; Taf. 24, Fig. 1–4.

M a t e r i a l. 4 Exemplare: Bank 10 :2 (1997 IX 54–55); Bank 13: 1 (1997 IX 56); Bank 14: 1 (1997 IX 53).

B e m e r k u n g e n. Die Stücke von Kälberberg passen gut in die von ATROPS (1982) aufgezeigte Variabilität.

V o r k o m m e n. Nach ATROPS (1982: 161) kommt die Art in der oberen Platynota-Zone, Guilherandense-Subzone, vor.

Ataxioceras (Schneidia) lussasense ATROPS
Abb. 2, oben

1982 *Ataxioceras* (m. *Schneidia*) *lussasense* nov. sp. – ATROPS: 177; Taf. 2, Fig. 4; Taf. 21, Fig. 1-6; Taf. 22, Fig. 1–4; Taf. 33, Fig. 3; Taf. 34, Fig. 2; Abb. 33; Tab. 26.

v 1991 *Ataxioceras (Schneidia) lussasense* ATROPS - SCHAIRER & SCHLAMPP: 113; Taf. 4, Fig. 5–6; Tab. 20.

M a t e r i a l. Ein Exemplar, Bank 1. 1997 IX 57.

Merkmalswerte von *A. (S.) lussasense*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	SR
1997 IX 57	88	24	45	26	60

B e m e r k u n g e n. Das Stück stimmt gut in seinen Merkmalswerten mit dem Original zu SCHAIRER & SCHLAMPP (1991: Taf. 4, Fig. 5) überein.

V o r k o m m e n: Nach ATROPS (1982: 181) ist die Art charakteristisch für den unteren Teil der Hypselocyclum-Zone, Hippolytense-Subzone.

Bemerkungen zur Stratigraphie

Das von H. GRADL (einer der Autoren) Bank-für-Bank aufgenommene Profil im aufgelassenen Steinbruch bei Kälberberg umfaßt ca. 13 m Mächtigkeit. Die untersten 6 m sind in das oberste Oxford, Planula-Zone, Galar-Subzone, zu stellen. Sicher belegt ist *Sutneria galar* ab Bank 46 (ca. 3,5 m über Basis der Aufnahme) bis Bank 32. Die meisten Exemplare stammen aus Bank 34, ca. 5 m über Basis. Die ersten Exemplare von *Sutneria platynota* wurden aus Bank 29, ca. 30 cm über Bank 32 geborgen.

Interessant ist das Vorkommen von *Idoceras (Subnebrodites)* sp. in Bank 30. Die meisten Funde dieser Form konnten bisher in der untersten Platynota-Zone gemacht werden (vgl. SCHAIRER & SCHLAMPP, 1995).

Orthosphinctes (Orthosphinctes) polygyratus ist von Bank 42 bis Bank 27 nachgewiesen. Konzentrationen dieser Art im Grenzbereich Oxford/Kimmeridge („Ammonitenseife", s. u. a. SCHAIRER, 1974) sind nicht zu erkennen.

Spätestens ab Bank 23 (7,6 m über Basis) ist die mittlere Platynota-Zone belegt durch *Orthosphinctes (Ardescia) proinconditus. S. platynota* konnte hier nicht geborgen werden. Diese Art findet sich erst häufiger in den Bänken 21 und 20. Die Auswertung dieser Exemplare und das Vorkommen von *Orthosphinctes (Ardescia)* aff. *desmoides* bzw. *O. (A.)* sp. ex gr. *O. (A.) enayi* lassen auf mittlere Platynota-Zone, Desmoides-Subzone, schließen.

Eine bedeutende Anreicherung von *Sutneria platynota* findet sich in den Bänken 18 bzw. 16 (ca. 2,4 m bzw. 2,8 m) über Bank 32. Ihre Diversität läßt auf obere Platynota-Zone schließen (vgl. SCHAIRER, 1970). Das gleichzeitige gehäuftere Auftreten von *Orthosphinctes (Ardescia) schaireri* belegt ebenfalls diese zeitliche Einstufung (vgl. ATROPS, 1982). Einen weiteren Hinweis dafür gibt das Vorkommen von *Orthosphinctes (Ardescia)* cf. *desmoides debelmasi* und *Ataxioceras (Schneidia) guilherandense.*

Das höchste Vorkommen von *S. platynota* wurde in Bank 10 (ca. 3,7 m über Bank 32) festgestellt. In dieser Bank tritt erstmals *Cymaceras* mit *Cymaceras franziskae* auf. *Cymaceras guembeli* ist ab Bank 8 nachgewiesen, wo es, neben Bank 6 die größte Häufigkeit erreicht (ca. 4,5 m bzw. 4,9 m über Bank 32). *Cymaceras (Trochiskioceras) bidentosum* hat seine Hauptverbreitung in vergleichbaren Bänken. Es reicht von Bank 8 bis Bank 1 (ca. 7 m über Bank 32). Das von SCHAIRER& SCHLAMPP (1991) beschriebene Vorkommen von *Cymaceras* von Esselberg setzt vermutlich erst mit Bank 1 von Kälberberg ein (vgl. u.a. *A. (S.) lussasense*).

Interessant ist das Vorkommen von *Orthosphinctes (Ardescia) inconditus.* Entgegen der Meinung von ATROPS (1982) scheint die Art schon in der obersten Platynota-Zone (hier Bank 14) vorzukommen. Mit zwei weiteren Exemplaren (Bank 9) ist sie direkt unter dem höchsten Vorkommen von *S. platynota* (Bank 10) nachgewiesen.

Ein zeitlicher Fixpunkt dürfte neben dem gehäuften Auftreten von *S. platynota* das Vorkommen von *A. (S.) lussasense* sein, das nach ATROPS (1982: 334; Tab. 64) die unterste Hypselocyclum-Zone, untere Hippolytense-Subzone, Lussasense-Horizont, kennzeichnet.

Das Profil im Steinbruch bei Kälberberg ist daher so zu gliedern: Bänke unter 32: Oberoxford, Planula-Zone Galar-Subzone; Bänke 29 bis 10: Unterkimmeridge, Platynota-Zone; Bänke 9 bis 1: Unterkimmeridge, Hypselocyclum-Zone, Hippolytense-Subzone, Lussasense-Horizont. Die Bänke 31 und 30 lassen sich nicht eindeutig zuordnen.

Zusammenfassend ist zu bemerken: Nach dem bisherigen Kenntnisstand tritt *S. galar* nicht in einer derartigen Häufung in der Nähe der Planula-/Platynota-Grenze auf. Dies läßt darauf schließen, daß ein gewisser Teil des obersten Oxford im Aufschluß Kälberberg nicht belegbar erhalten ist. Gleiches gilt für die „Ammonitenseife" in der untersten Platynota-Zone.

Die Entwicklungsgeschichte von *S. platynota* zeigt nicht das gleiche Muster wie es SCHAIRER (1970) darlegte. Bei Kälberberg sind wohl etwas andere Zeiteinheiten („Bänke") erhalten als in der Südlichen Frankenalb.

Cymaceras ist bereits in der oberen Platynota-Zone nachweisbar und schon in der der alleruntersten Hypselocyclum-Zone häufig vertreten. Im Zeitraum oberste Platynota-Zone/ unterste Hypselocyclum-Zone sind Ataxioceratinae (*Ardescia, Parataxioceras, Schneidia*) vorhanden, die sich anhand der bekannten Literatur nicht bestimmen lassen.

Diese Erkenntnisse lassen sich wie folgend interpretieren: Im Profil von Kälberberg sind andere Bänke, d. h. andere Zeitabschnitte, erschlossen als in zeitlich vergleichbaren Aufschlüssen (vgl. u.a. WEGELE, 1929; SCHAIRER, 1974; ATROPS, 1982). Auch diese erschließen, selbst wenn die Gesteine ähnlich aussehen und die Bankabfolge identisch erscheint, andere, wenn auch kleine Zeitabschnitte derselben Zone. Dies läßt sich bei genauer Analyse und Kenntnisstand bestimmter Teile der Ammonitenfauna belegen wie *Sutneria, Orthosphinctes, Ardescia, Parataxioceras, Schneidia.*

Lose aufgesammeltes Material läßt so meist keine eindeutigen Schlüsse zu. So könnte z. B. in dem Material des Bauaushubes von Esselberg (s. SCHAIRER & SCHLAMPP, 1991) durchaus Oberoxford (Galar-Subzone: vgl. S. aff. galar) und unterstes Unterkimmeridge (unterste Platynota-Zone: vgl. *Nebrodites* sp.) vorhanden gewesen sein.

Dies läßt sich wie folgend erklären: Der Grund des Ablagerungsraumes war gegliedert durch unterschiedlich weit auseinanderstehende „Schwamm-Mudmounds". Dieses Relief (zeitlich und geographisch sich verschiebend) lenkte vorhandene Strömungen, wodurch es zu unterschiedlicher Sedimentation kam. So kann man sich vorstellen, daß in einer einheitlich aussehenden Bank, bei einem gewissen geographischen Abstand, etwas unterschiedliche Ammonitenfaunen zu finden sind. Dieses Modell könnte auch erklären, daß in einer Bank auf sehr kurzer Distanz Fossilien angehäuft sind bzw. fehlen. Ein gewisses Indiz für diese Vorstellungen könnten die in den meisten Bänken der behandelten Zeitabschnitte vorhandenen „Tuberolithe" (FRITZ, 1958) sein.

Schriftenverzeichnis

ATROPS, F. (1982): La sous-famille des Ataxioceratinae (Ammonitina) dans le Kimmeridgien inférieur du sud-est de la France. Systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. –- Docum. Lab. Géol. Lyon, **83:** 463 S., 45 Taf., 64 Abb., 54 Tab.; Lyon.

BARTHEL, K. W. (1959): Die Cephalopoden des Korallenkalks aus dem oberen Malm von Laisacker bei Neuburg a. d. Donau. I. *Gravesia, Sutneria, Hybonoticeras*. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **108** (1): 47–-74, Taf. 5–6, 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

FRITZ, G. K. (1958): Schwammstotzen, Tuberolithe und Schuttbreccien im Weißen Jura der Schwäbischen Alb. Eine vergleichende petrogenetische Untersuchung. – Arb. geol.-paläont. Inst. TH Stuttgart, N. F., **13**: 118 S., 5 Taf., 24 Abb.; Stuttgart.

GRADL, H. (1989): Weitere Beobachtungen in den Schichten des Unter-Oxfordien und Callovien im Steinbruch Sengenthal/Opf. – Geol. Bl. NO-Bayern, **39** (1–2): 41–58, Taf. 3, 3 Abb.; Erlangen.

GRADL, H. (1992): Ein Verbindungsprofil im Oxford des Steinbruchs am Winnberg, Sengenthal/Opf. - Geol. Bl. NO-Bayern, **42** (3–4): 261–268, Taf. 14, 1 Abb.; Erlangen.

HÖFLING, H. (1997): Eine erweiterte Riff-Typologie und ihre Anwendung auf kretazische Biokonstruktionen. – Bayer. Akad. Wissenschaften, math.-naturwiss. Klasse, Abh., N.F. **169**: 127 S., 34 Taf., 31 Abb.; München.

Hölder, H. (1955): Die Ammoniten-Gattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter-und Mittelmalm. Morphologische und taxionomische Studien an *Ammonites flexuosus* Buch (Oppeliidae). – Palaeontographica, A, **106** (3–6): 37–153, Taf. 16–19, 182 Abb.; Stuttgart.

Höroldt, U. (1964): Morphologie und Systematik der weißjurassischen Ammoniten-Gattungen *Streblites* und *Ochetoceras* unter besonderer Berücksichtigung des Hohlkiels. – 105 S., 6 Taf., 35 Abb.; Tübingen (Fotodruck).

Joly, B. (1976): Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Généralités sur les Phylloceratidae et quelques Juraphyllitidae. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **67**: 471 S., 70 Taf., 147 Abb., 91 Tab.; Lyon.

Melendez Hevia, G. (1989): El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera Iberica (provincias de Zaragoza y Teruel). – Institucion Fernando el Catolico, Inst. de Estudios turolenses: VIII + 418 S., 62 Taf., 78 Abb.; Zaragoza-Teruel.

Meyer, R. K. F. (1979): Geol. Karte Bayern 1:25.000, Erläuterungen zum Blatt Nr. **6132 Buttenheim**: 136 S., 36 Abb., 3 Tab., 5 Beilagen; München.

Oloriz, F. & Rodriguez-Tovar, F. J. (1996): The ammonite *Sutneria* from the Upper Jurassic of southern Spain. – Palaeontology, **39** (4): 851–867, 1 Taf., 6 Abb.; London.

Schairer, G. (1970): Quantitative Untersuchungen an *Sutneria platynota* (Reinecke) (Perisphinctidae, Ammonoidea) der fränkischen Alb (Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **10**: 153–174, Taf. 1–2, 13 Abb., 1 Tab.; München.

Schairer, G. (1974): Quantitative Untersuchungen an Perisphinctidae (Ammonoidea) des untersten Unterkimmeridgium der Fränkischen Alb (Bayern). – Zitteliana, **3**: 37–124, Taf. 6–11, 61 Abb., 37 Tab.; München.

Schairer, G. (1984): Die Cephalopodenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Glochiceras, Ochetoceras* (Ammonoidea, Haploceratacea). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **24**: 27–38, 2 Taf., 3 Abb.; München.

Schairer, G. & Schlampp, V. (1991): *Cymaceras* (Ammonitina, Ochetoceratinae) von Esselberg. – Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 101–128, 6 Taf., 4 Abb., 21 Tab.; München.

Schairer, G. & Schlampp, V. (1995): *Idoceras (Subnebrodites)* in der Platynota-Zone (Unterkimmeridge) von Hartmannshof/Mfr. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 53–58, 1 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; München.

Schlampp, V. (1991): Malm-Ammoniten. – 184 S., 35 Taf., 12 Abb., 2 Tab.; Korb (Goldschneck).

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. – 297 S., 73 Taf, 9 Abb., 2 Tab.; Stuttgart (Fischer).

Veit, E. (1936): Geologische Untersuchungen im Gebiet des oberen Filstales. – Jh. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg, **92:** 74–138, 8 Abb., 3 Tab.; Schwäbisch Hall.

Wegele, L. (1929): Stratigraphische und faunistische Untersuchungen im Oberoxford und Unterkimmeridge Mittelfrankens. – Palaeontographica, **71** (4–6): 117–210, Taf. 25–28, 1 Tab.; 72 (1–6): 1–94, Taf. 1–11; Stuttgart.

Zeiss, A. (1979): Neue Sutnerien-Funde aus Ostafrika. Ihre Bedeutung für Taxonomie und Phylogenie der Gattung. – Paläont. Z., **53** (3/4): 259–280, 8 Abb.; Stuttgart.

Zeiss, A. (1989): 100 Grabungen durch H. Gradl. – Geol. Bl. NO-Bayern, **39** (1–2): 39–40; Erlangen.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1: *Cymaceras (Cymaceras) guembeli* (Oppel). Bank 8. 1997 IX 4. x1,5.
Fig. 2: *Cymaceras (Cymaceras) franziskae* Schairer & Schlampp. Bank 10. 1997 IX 5. x1,5.
Fig. 3: *Idoceras (Subnebrodites)* sp. Bank 30. 1997 IX 21. x1,5.
Fig. 4: *Cymaceras (Trochiskioceras) bidentosum* (Quenstedt). Bank 8. 1997 IX 6. x2.
Fig. 5: *?Adabofoloceras* sp. Bank 18. 1997 IX 1. x1.
Fig. 6: *Sutneria galar* (Oppel). Bank 34. 1997 IX 8. x1,5.
Fig. 7: *Sutneria platynota* (Reinecke). Lose. 1997 IX 9. x1,5.
Fig. 8: *Sutneria hoelderi* Zeiss. Bank 6/7. 1997 IX 20. x1,5.
Fig. 9: *Ochetoceras (Ochetoceras)* cf. *canaliferum* (Oppel). Bank 1. 1997 IX 7. x1.
Fig. 10: *Taramelliceras (Metahaploceras) nodosiusculum* (Fontannes). Bank 8. 1997 IX 2. x1.

Tafel 2

Fig. 1–10: *Sutneria platynota* (Reinecke). x1,5.
1: Bank 11. 1997 IX 10.
2: Bank 16. 1997 IX 11.
3: Bank 16. 1997 IX 12.
4: Bank 16. 1997 IX 13.
5: Bank 18. 1997 IX 14.
6: Bank 18. 1997 IX 15.
7: Bank 18. 1997 IX 16.
8: Bank 21. 1997 IX 17.
9: Bank 21. 1997 IX 18.
10: Bank 27. 1997 IX 19.
Fig. 11: *Orthosphinctes (Ardescia) proinconditus* (Wegele). Bank 23. 1997 IX 31. x1.
Fig. 12: *Orthosphinctes (Ardescia) inconditus* (Fontannes). Bank 9. 1997 IX 32. x1.

Tafel 3

Fig. 1: *Orthosphinctes (Orthosphinctes) polygyratus* (Reinecke). Bank 33. 1997 IX 25. x1.
Fig. 2: *Orthosphinctes (Ardescia)* aff. *desmoides* (Wegele). Bank 21. 1997 IX 35. x1.
Fig. 3: *Orthosphinctes (Ardescia)* cf. *desmoides debelmasi* Atrops. Bank 18. 1997 IX 36. x1.
Fig. 4: *Ataxioceras (Parataxioceras)* sp. Bank 8. 1997 IX 52. x1.
Fig. 5: *Orthosphinctes (Ardescia)* sp. Bank 7. 1997 IX 37. x1.

Tafel 4

Fig. 1: *Orthosphinctes (Ardescia)* sp. ex gr. *O. (A.) enayi* Atrops. Bank 22. 1997 IX 38. x1.
Fig. 2: *Orthosphinctes (Ardescia) schaireri* Atrops. Bank 16. 1997 IX 39. x1.
Fig. 3: *Ataxioceras (Parataxioceras) ?geniculatum* Wegele. Bank 4. 1997 IX 49. x1.
Fig. 4: *Ataxioceras (Schneidia) guilherandense* Atrops. Bank 14. 1997 IX 53. x1.
Fig. 5: *Ataxioceras (Parataxioceras) ?latifasciculatum* Wegele. Bank 8. 1997 IX 50. x1.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

1

2

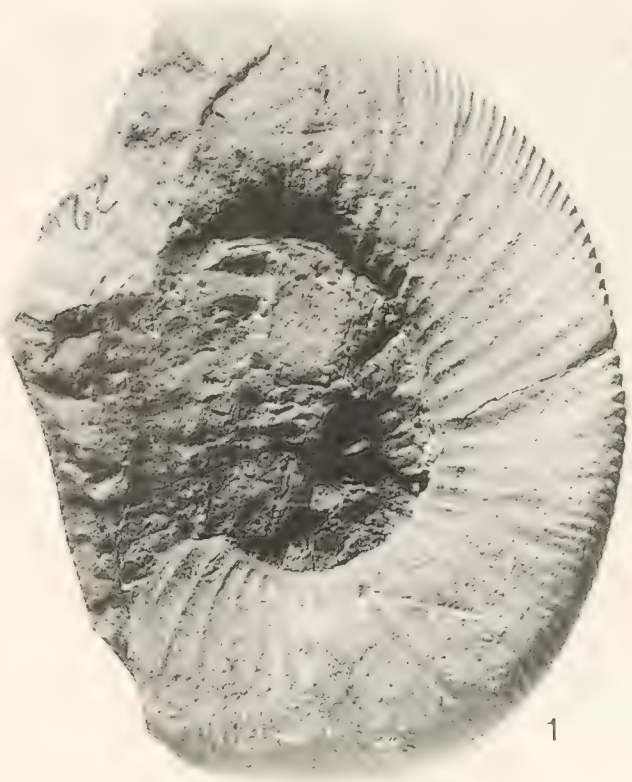
3

4

5

GRADL, H. & SCHAIRER, G.: Ammoniten von Kälberberg

Tafel 3



1

2

3

4

5

GRADL, H. & SCHAIRER, G.: Ammoniten von Kälberberg

Tafel 4

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	27–40	München, 15. 12. 1997

Ammoniten aus der Baghamshah-Formation (Callov, Mittlerer Jura) NW Tabas (Zentraliran)

Von Kazem Seyed-Emami, Gerhard Schairer & Seyed Ali Aghanabati*)

Mit 4 Abbildungen, 1 Tabelle und 3 Tafeln

Kurzfassung

Aus der Baghamshah-Formation der Gegend von Tabas (Zentraliran) werden folgende Ammoniten beschrieben: cf. *Phylloceras (Partschiceras), Paroxycerites subdiscus, Bullatimorphites (Kheraiceras)* aff. *cosmopolitus, Macrocephalites* cf. *macrocephalus* vide Thierry, *M.* cf. *caucasicus, M.* cf. *subtrapezinus, Choffatia euryptycha* sensu Khimshiashvili. Aufgrund der Ammonitenfauna kann die Baghamshah-Formation in diesem Bereich in das Untercallov eingestuft werden.

Abstract

For the first time ammonites of the Lower Callovian are described from the Baghamshah Formation NW of Tabas, Central Iran. These comprise the following species: cf. *Phylloceras (Partschiceras), Paroxycerites subdiscus, Bullatimorphites (Kheraiceras) cosmopolitum, Macrocephalites* cf. *macrocephalus* vide Thierry, *M.* cf. *caucasicus, M.* cf. *subtrapezinus, Choffatia euryptycha* sensu Khimshiashvili.

Einleitung

Die Baghamshah-Formation ist eine eintönige Folge von grünlich-grauen Tonmergeln, in die einzelne sandige und kalkige Bänke eingeschaltet sind. An der Typlokalität östlich von Tabas (westliches Shotori-Gebirge) erreicht sie nach Stöcklin et al., 1965: 38, eine Mächtigkeit von ca. 400 m. Sie folgt konform auf die „Badamu-Kalke" (= Parvadeh-Formation) und geht nach oben kontinuierlich in die massigen Riffkalke der Esfandiar-Formation über.

Im nördlichen Shotori-Gebirge (Ruttner et al., 1968), aber auch nach Süden zu, Raum von Ravar - Kerman, wird die Baghamshah-Formation stark sandig und geht lateral in die roten Sandsteine und Konglomerate der Bidou-Formation über. Im Bereich von Naiband erreicht sie z. T. Mächtigkeiten bis zu 2.000 m und weist teilweise einen Flysch-artigen Habitus auf (Kluyver et al., 1983: 73).

Die hier beschriebene Ammonitenfauna stammt aus der Baghamshah-Formation bei Kuh-e-Echelon, ca. 45 km NW Tabas (Abb. 1,2). Sie wurde mit Prof. Dr. F. Fürsich (Universität

*) Prof. Dr. K. Seyed-Emami, University of Tehran, Faculty of Engineering, P.O.Box 11365-4563, Tehran, Iran; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; Dr. S. A. Aghanabati, Geological Survey of Iran, P.O.Box 11365-5474, Tehran, Iran

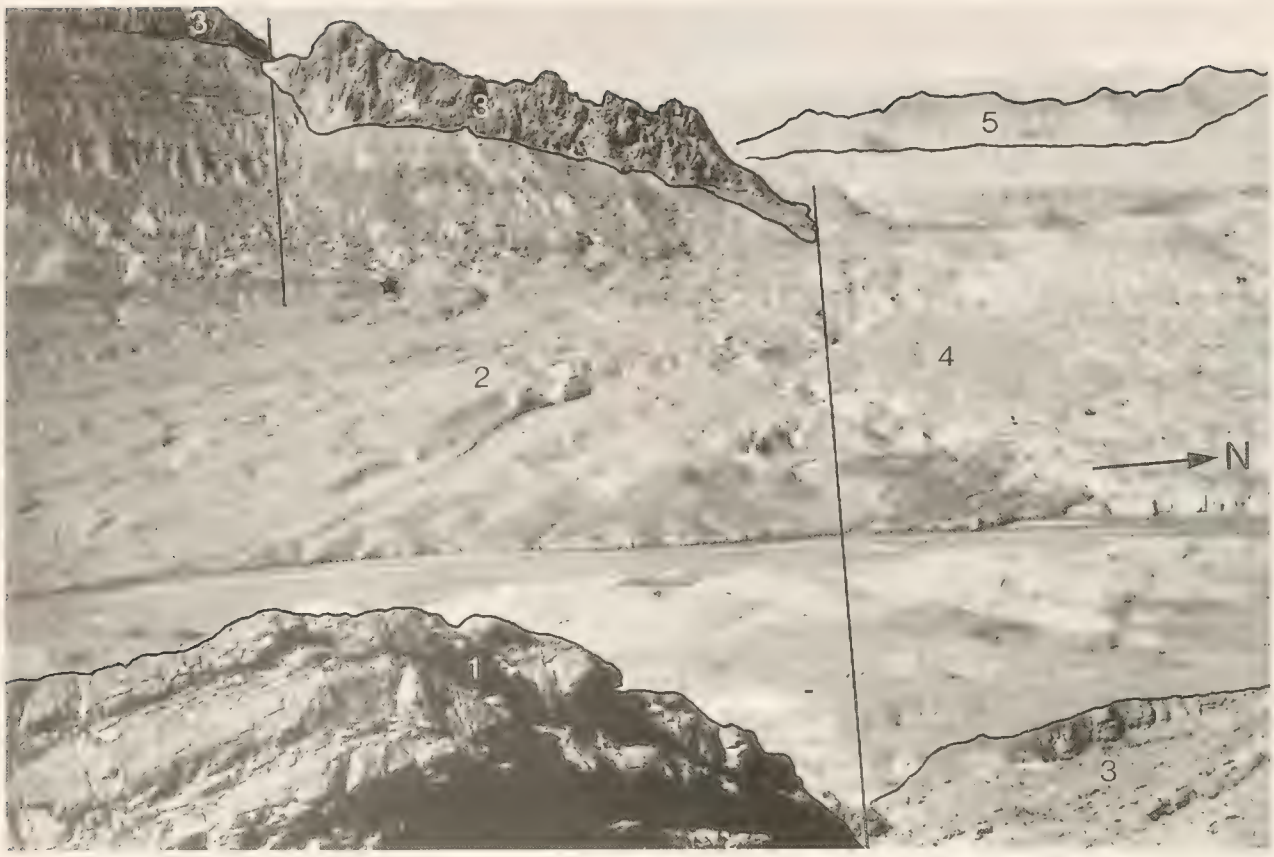


Abb. 1: Geländeprofil Kuh-e-Echelon (ca. 45 km NW Tabas). 1: Parvadeh-Formation; 2: Baghamshah-Formation; 3: Echelon-Kalk; 4: Pectinidenkalke und Mergel; 5: Magu-Formation (Gips und Kalke); *: Fossilfundpunkt.

Würzburg), Prof. Dr. B. Senowbari-Daryan (Universität Erlangen) und Dipl.-Geol. M. Shahrivar (Geological Survey of Iran) im Februar 1995 aufgesammelt. Die Baghamshah-Formation erreicht an dieser Lokalität nach Aghanabati (1977: 138) eine Mächtigkeit von ca. 380 m. Sie folgt kontinuierlich auf die sandigen Kalke der Parvadeh-Formation und geht nach oben in die hellen, dickbankigen Riffschuttkalke der Echelon-Kalke über (Abb. 3). An dieser Lokalität kann sie in eine tiefere, sandige und eine obere, kalkige Einheit untergliedert werden.

Die Fauna konnte aus drei, wenige Dezimeter dicken, in Abständen von 8–10 m aufeinanderfolgenden kalkigen Bänken (etwa im mittleren Bereich des Profils, Abb. 2) geborgen werden. Sie besteht aus Korallen, z. T. großwüchsigen Bivalven, Ammoniten und Echinodermenresten.

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsvorhabens der Universität Tehran, des Geological Survey of Iran, des Paläontologischen Institutes der Universität Würzburg und des Universitätsinstituts für Paläontologie und historische Geologie, München. Allen diesen Institutionen möchten wir für ihr Entgegenkommen danken. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. Bergmeier, die Zeichenarbeiten von Herrn K. Dossow, München, ausgeführt. Das Material wird vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
Nw%	Nabelweite in % des Dm
SR	Zahl der Sekundärrippen auf 10 Umbilikalrippen
Wb%	Windungsbreite in % des Dm
Wh%	Windungshöhe in % des Dm

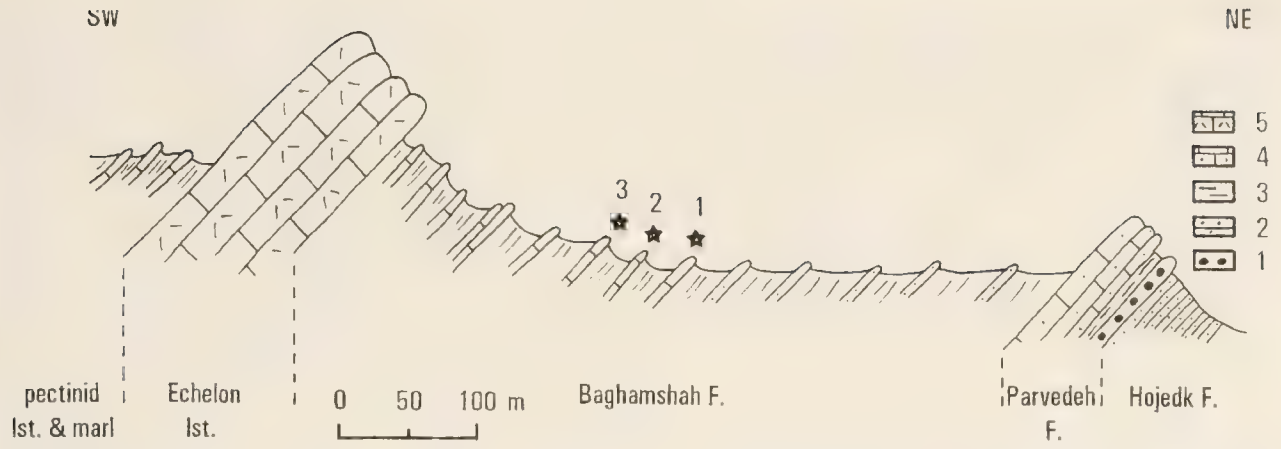


Abb. 2: Geologisches Profil von Kuh-e-Echelon (ca. 45 km NW Tabas; ergänzt nach AGHANABATI, 1977). 1: Konglomerat; 2: Sandstein; 3: Mergel; 4: sandiger Kalkstein; 5: Riffschuttkalk; ★: Fossilfundpunkt.

Beschreibung der Ammoniten

cf. *Phylloceras (Partschiceras)* sp.
Taf. 1, Fig. 4

M a t e r i a l. Ein vollständig gekammertes, korrodiertes und unvollständig erhaltenes Exemplar (Dm ca. 35 mm), E-0.

B e m e r k u n g e n. Die Erhaltung des Stückes läßt eine genaue Bestimmung nicht zu. Die geringe Nabelweite, der sich nach vorn langsam verbreiternde Windungsquerschnitt und die Skulptur der Externseite (kräftige Externrippen, die eine feine Streifung aufweisen – vgl. JOLY, 1976: u.a. *Phylloceras kudernatschi* (HAUER)) sprechen für eine Zugehörigkeit zu *Phylloceras* (JOLY, 1976: 119).

Oxycerites (Paroxycerites) subdiscus (ORBIGNY, 1846)
Taf. 1, Fig. 1–3; Taf. 2, Fig. 1

1846 *Ammonites subdiscus* D'ORBIGNY, 1845 – ORBIGNY: 421; Taf. 146, Fig. 1, 2.
1988 *Oxycerites (Paroxycerites)* (D'ORBIGNY) – WESTERMANN & CALLOMON: 28–30; Abb. 5.
1994 *Oxycerites (Alcidellus) subdiscus* (D'ORBIGNY, 1846) – ELMI & GAUTHIER (in: FISCHER): 135; Taf. 54, Fig. 2,3,5.

M a t e r i a l. 8 Phragmokone in Steinkernerhaltung, E-1 bis E-8.

Merkmalswerte von *O. (P.) subdiscus*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%
E-1	29	27	31	41
	41	19	31	58
	147	8	31	57
E-2	63	10	27	57
E-3	67	13	27	55
E-6	84	11	27	57
E-7	77	12	27	57

B e s c h r e i b u n g. Bei Exemplar E-1, das bei Dm 150 mm noch gekammert ist (Taf. 1, Fig. 3) wurden die Innenwindungen freigelegt (Taf. 1, Fig. 1). Sie stimmen bei Dm 30 mm in den Merkmalen gut mit *Paroecotraustes* und *Alcidellus* überein. Der Nabel ist relativ weit, mit einer

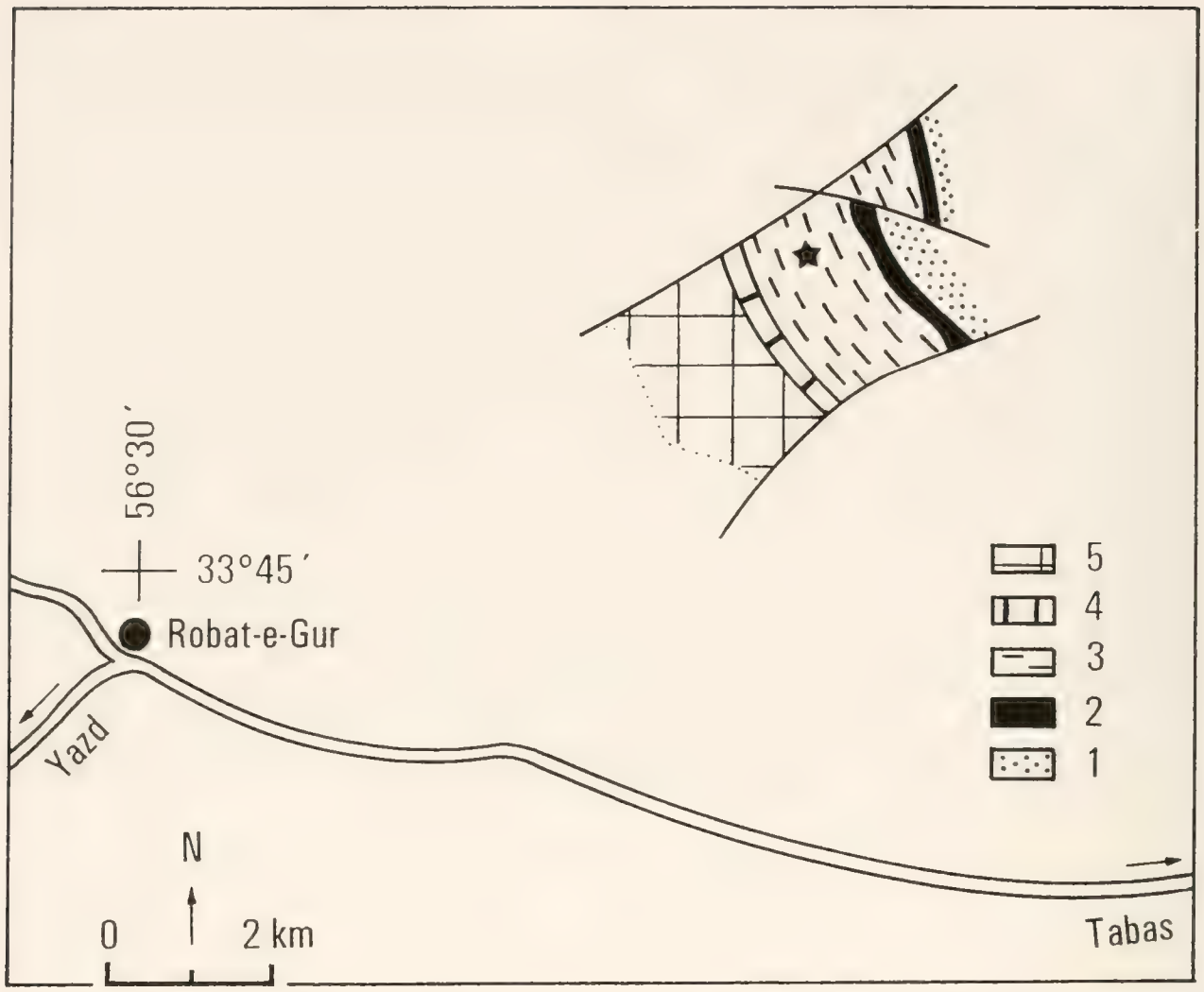


Abb. 3: Geologische Skizze von Kuh-e-Echelon (ca. 45 km NW Tabas; ergänzt nach AGHANABATI, 1977). 1: Hojedk-Formation; Parvadeh-Formation; 3: Baghamshah-Formation; 4: Echelon-Kalk; 5: Pectinidenkalk und Mergel; *: Fossilfundpunkt.

fastigaten Externseite. Der Spiralwulst auf Flankenmitte ist deutlich ausgebildet. Die Berippung ist nur auf der äußeren Flankenhälfte erkennbar. Sie ist dicht (ca. 20 Rippen bei einem halben Umgang) und besteht aus rursiradiaten Rippen, die bogenförmig nach vorn ziehen und an schwachen, stumpfen Knoten enden. Ab 30 mm Dm sind die Rippen erkennbar weiterständig, so daß bei Exemplar E-6 (Taf. 2, Fig. 1) bei Dm 80 mm etwa 8 Rippen auf einen halben Umgang vorhanden sind.

Im Lauf der Ontogenie nimmt die Nabelweite ab, so daß sie bei dem großen Exemplar E-1 bei Dm 147 mm noch 9% beträgt. Der Windungsquerschnitt ist dann hochoval mit gerundeter bis leicht fastigater Externseite. Einige Stücke (E-2: Taf. 1, Fig. 2; E-3) zeigen Reste eines niedrigen, abgesetzten Kiels. Der Spiralwulst auf Flankenmitte ist meist klar ausgebildet; hier liegt auch die größte Windungsbreite.

Einige Exemplare zeigen auf der inneren Flankenhälfte eine leicht prorsiradiate Streifung. Auf einzelnen Stücken ist eine schwache, konzentrische Ornamentierung zu beobachten.

Die Lobenlinie ist stets stark differenziert.

B e m e r k u n g e n. Die Exemplare aus dem Iran stimmen ausgezeichnet mit den möglichen Syntypen bei WESTERMANN & CALLOMON (1988: Abb. 5) und den Abbildungen in ELMI & GAUTHIER (1994: Taf. 54, Fig. 2, 3) überein.

Auf die Probleme innerhalb der Oppeliidae des Callovs sind bereits WESTERMANN & CALLOMON (1988: 28) eingegangen. Von *Oxycerites (Oxycerites)*, vor allem der Gruppen um *O. (O.) aspidoides* und *orbis*, unterscheidet sich *Paroxycerites* durch einen relativ breiten, nicht zugeschärften Windungsquerschnitt und einen deutlich abgesetzten Kiel. Die Innenwindungen stimmen gut mit *Paroecotraustes* und *Alcidellus* überein.

Weitere ähnliche Formen sind *Oppelia (Alcidia) mariorae* (POPOVIC-HATZEG) aus dem unteren Callov Ungarns (LOCZY, 1915: 339; Taf. 3, Fig. 14) und *Alcidia* aff. *obsoleta* (ROLLIER) aus dem unteren Callov von Kutch (SPATH, 1927-1933: 83; Taf. 10, Fig. 2).

Alcidia ist u.a. nach WESTERMANN (1958: 40) ein mehrfaches jüngeres Homonym. BREISTROFFER (1947) hat daher für *Ammonites subdiscus* ORBIGNY die Untergattung *Paroxycerites* aufgestellt. BREISTROFFER folgend, wird daher hier die Art zu *Paroxycerites* gestellt.

Das kleinere Original zu ORBIGNY (1846: Taf. 146, Fig. 4), das von ELMI & GAUTHIER (1994: 135; Taf. 54, Fig. 4) als *Oxycerites (Alcidellus) subinflexus?* (GROSSOUVRE) angeführt wird, zeigt große Übereinstimmung mit der Innenwindung zu Exemplar E-1. Das ORBIGNYsche Original wird von ELMI & GAUTHIER mit Vorbehalt als Mikrokonch zu *O. („A.") subdiscus* angesehen. Soweit man es nach der Abbildung beurteilen kann, handelt es sich jedoch eher um ein nicht ausgewachsenes Individuum von *subdiscus* (Makrokonch).

V o r k o m m e n. ELMI & GAUTHIER (1994: 136) führen *O. (P.) subdiscus* aus dem oberen Bathon an. Nach WESTERMANN & CALLOMON (1988: 28-30) kommt die Art wahrscheinlich im unteren Callov vor. Für Untercallov am hier behandelten Vorkommen von Kuh-e-Echelon spricht auch das Auftreten von *Kheraiceras* aff. *cosmopolitum* und typischen Macrocephalitinen. Gegen eine jüngere Einstufung spricht das Fehlen der eigentlichen Reineckeiidae, die gewöhnlich in Mittelcallov-Faunen des Nordirans reichlich vertreten sind.

Bullatimorphites (Kheraiceras) aff. *cosmopolitus* (PARONA & BONARELLI)
Abb. 4

aff. 1994 *Kheraiceras cosmopolitum* (PARONA & BONARELLI, 1895) – BARDHAN, DATTA, JANA & PRAMANIK: 287; Fig. 3, 1-7.

M a t e r i a l. Ein z. T. unvollständig erhaltenes, korrodiertes Exemplar, E-12 (max. Dm ca. 90 mm).

Merkmalswerte von *B. (K.)* aff. *cosmopolitus*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%
E-12	80	16	66	49

B e s c h r e i b u n g. Das Stück ist bis Dm 60 mm gekammert, die Wohnkammer bis Dm 80 mm komplett erhalten, auf einer Seite sind Reste bis 90 mm Dm vorhanden. Der Phragmokon ist sehr breit, der Windungsquerschnitt wird anschließend nach vorn deutlich schlanker und höher. Von der Berippung sind nur relativ weitstehende und kräftige Externrippen zu erkennen.

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar aus dem Iran unterscheidet sich vom Holotypus durch einen etwas weniger breiten Windungsquerschnitt des Phragmokons und den deutlich schlankeren Windungsquerschnitt der Wohnkammer.

V o r k o m m e n. Unteres Callov. Der Holotypus stammt aus dem Golden Oolite von Keera (vgl. BARDHAN et al., 1994: 291).

Abb. 4: *Bullatimorphites (Kheraiceras)* aff. *cosmopolitus* (Parona & Bonarelli). E-12. x1.

Macrocephalites cf. *macrocephalus* (Schlotheim, 1813)

sensu Zittel, 1884 (vide Thierry, 1978)
Taf. 3, Fig. 1

cf. 1957 *Macrocephalites tumidus* Rein. – Khimshiashvili: Taf. 9, Fig. 1–2 (vgl. Thierry, 1978; 205).
cf. 1967 *Macrocephalites macrocephalus madagascariensis* Lem. – Lominadze: Taf. 1, Fig. 1 (vgl. Thierry, 1978: 205).

M a t e r i a l. Ein vollständig gekammertes, z. T. korrodiertes Bruchstück (Dm ca. 85 mm), E-31 (Taf. 3, Fig. 1); 2 verdrückte, unvollständige Exemplare: E-30 (Dm ca. 70 mm), E-29 (ca. 75 mm). Dazu: E-26 (Dm ca. 105 mm; vollständig gekammert; auf dem vorderen Teil der letzten Windung verblaßt die Umbilikalberippung; im Windungsquerschnitt entspricht das Stück der Abb. bei Thierry, 1978: Taf. 10, Fig. 2, die Nabelweite scheint geringer zu sein); E-25 (Dm 105 mm; entspricht in Nabelweite und Windungsquerschnitt E-26); E-24 (max. Dm ca. 100 mm: s. Kimshiashvili, 1975: Taf. 9, Fig. 1,2); E-20/21 (Dm ca. 75 mm).

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar E-31 stimmt im wesentlichen mit dem Original zu Khimshiashvili (1957: Taf. 9, Fig. 1,2) überein, E-29 mit dem von Lominadze (1967: Taf. 1, Fig. 1). Nach Callomon et al. (1992: 34) ist *M. macrocephalus* sensu Thierry (1978) zu *M. verus* Buckman zu stellen.

V o r k o m m e n. Thierry (1978: 227) stellt *M. macrocephalus* ins untere bis mittlere Untercallov. *M. verus* kommt nach Callomon et al. (1992: 35) im untersten Teil des Untercallov, untere Herveyi-Zone, Kepplerites-Subzone vor.

Macrocephalites cf. *caucasicus* Djanalidze, 1929
Taf. 3, Fig. 2

cf. 1957 *Macrocephalites caucasicus* Djan. – Khimshiashvili: Taf. 11, Fig. 1–2.

M a t e r i a l. 10 Exemplare: E-13 (Dm 75 mm); E-14 (Dm 65 mm); E-15 (Dm 50 mm; vgl. Quenstedt, 1886-1887: Taf. 76, Fig. 12); E-16 (Dm 60 mm; das verdrückte Stück unterscheidet sich von den anderen Exemplaren durch den etwas weiteren Nabel); E-16/1 (Dm 40 mm); E-17 (Dm 50 mm); E-18 (Dm 75 mm); E-19 (Dm 65 mm); E-27 (Dm 90 mm; Taf. 3, Fig.2); E-28 (Dm 60 mm).

B e m e r k u n g e n. Die Exemplare stimmen in ihren Merkmalen (breiter Windungsquerschnitt, mäßig weiter Nabel, Berippung) recht gut mit dem Original zu Khimshiashvili (1957: Taf. 11, Fig. 1,2) überein. Bei den einzelnen Individuen variiert die Windungsbreite Nabelweite, Berippungsdichte und Rippenspaltung im Vergleich zum Original etwas.

Ähnlichkeiten bestehen zu *Ammonites macrocephalus rotundus* Quenstedt (1849: Taf. 15, Fig. 2; 1886/1887: Taf. 76). Aufgrund des mäßigen Erhaltungszustandes und der nur ± horizontierten Aufsammlung des iranischen Materials muß die Frage offen bleiben, ob *M. caucasicus* vielleicht ein Synonym zu *rotundus* ist. Für diese Art wurde wegen Präokkupation von Callomon et al. (1989: 8) der Artname *megalocephalus* vorgeschlagen (s. a. Callomon et al., 1992: 10).

Thierry (1978: 451 ff.) stellt die Macrocephalitinae mit breitem Windungsquerschnitt zu *Kamptokephalites*, während Westermann & Callomon (1988: 46 ff.) die Beschränkung auf *Macrocephalites* vorschlagen.

V o r k o m m e n. Unteres Callov.

Macrocephalites cf. *subtrapezinus* (Waagen, 1875)
Taf. 2, Fig. 2

cf. 1967 *Kamptokephalites subtrapezinus* (Waag.) – Lominadze: Taf. 2, Fig. 3 (vgl. Thierry, 1978: 176).

M a t e r i a l und B e m e r k u n g e n. 3 Exemplare; E-22, E-23 (Dm ca. 70 mm) weisen Ähnlichkeiten mit dem Original zu Thierry (1978: Taf. 6, Fig. 6) auf. Exemplar E-33 (Dm 70 mm; Taf. 2, Fig. 2) weist in Nabelweite und Berippung gute Überseinstimmung mit dem Original zu Lominadze (1967) auf. Der Windungsquerschnitt scheint allerdings etwas schlanker zu sein.

V o r k o m m e n. Nach Thierry (1978: 175, 198) kommt die Art im untersten Callov vor.

Choffatia euryptycha (Neumayr) sensu Khimshiashvili, 1984
Taf. 2, Fig. 3

1984 *Choffatia euryptycha* (Neum.). – Khimshiashivili: 30; Taf. 7, Fig. 2–3.

M a t e r i a l. 2 Exemplare; E-11 (Dm 80 mm, vollständig gekammert; Taf. 2, Fig. 3), E-34 (Dm 106 mm, Kammerung nicht zu erkennen).

Merkmalswerte von *C. euryptycha*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	SR
E-11	80	45	24	32	39

B e m e r k u n g e n. Die Umbilikalrippen sind kräftig und ziemlich weitstehend, die Rippeneinheiten meist biplikat, gelegentlich triplikat, mit Schaltrippen. Exemplar E-11 weist in den Gehäusemaßen und der Berippung gute Übereinstimmung mit dem Original zu

Tab. 1. Wichtige lithostratigraphische Einheiten der oberen Trias und des Juras im Nordiran (Alborz) und Zentraliran (Tabas- Kerman-Block).

KHIMSHIASHVILI (1984: Taf. 7, Fig. 2) auf. Exemplar E-34 ist größerwüchsig, die inneren Windungen sind nicht zu erkennen. Daher ist ein direkter Vergleich mit Exemplar E-11 nicht eindeutig möglich.

Das Original zu NEUMAYR (1871: Taf. 12, Fig. 1) von *Perispinctes euryptychus* besitzt eine Berippung und Nabelweite, die eher auf *Subgrossouvria* hinweisen.

V o r k o m m e n. Nach KHIMSHIASHVILI (1984: 78) kommt die Art im Callov vor.

Bemerkungen zur Altersstellung

Die B a g h a m s h a h-Formation ist im Gebiet von Tabas weit verbreitet und führt streckenweise reiche Ammonitenfaunen des Bathons und Callovs (STÖCKLIN et al., 1965; RUTTNER et al., 1968; AGHANABATI, 1977; SEYED-EMAMI et al., 1991). Sowohl ihre Untergrenze als auch ihre Obergrenze verlaufen diachron.

Im Bereich südlich von Tabas (westlich Naiband) setzt die Baghamshah-Formation bereits im unteren Bathon ein, während weiter nördlich, bei Kamar-e-Mehdi, die basalen Schichten Ammoniten des mittleren bis oberen Bathons enthalten (SEYED-EMAMI et al., 1991: 80). Die obere Grenze ist wenig bekannt. Von Kuh-e-Echelon (NW Tabas) führt AGHANABATI (1977: 144) aus dem E c h e l o n-Kalk, der unmittelbar über der Baghamshah-Formation folgt, Ammoniten des oberen Callovs und unteren Oxfords an (*Peltomorphites, Euaspidoceras*).

Aus der nördlichen Shotori-Kette geben RUTTNER et al. (1968: 83) aus den Grenzschichten zu der hangenden Q a l' h D o k h t a r-Formation Ammoniten des Kimmeridges an. Vermutlich stammen diese aber bereits aus der Qal'h Dokhtar-Formation und nicht aus der Baghamshah-Formation.

Die Ammoniten aus dem tieferen Bereich der Baghamshah-Formation und dem oberen Teil der P a r v a d e h-Formation wurden bereits eingehend von SEYED-EMAMI et al. (1991) beschrieben. Wenig bekannt sind dagegen bislang Ammoniten aus der mittleren und oberen Baghamshah-Formation, sie wurden bisher auch nie beschrieben. Somit kommt der nun vorliegenden Fauna, die horizontiert aus dem mittleren Bereich dieser Formation aufgesammelt wurde, eine besondere Bedeutung zu.

Auffallend ist die große Anzahl an Macrocephalitinen, die sonst eher seltene Elemente in der Ammonitenfauna des Mittleren Juras des (Nord-)Irans darstellen. Zudem treten Oxyceriten und wenige Exemplare von Perisphinctiden und Tulititen auf.

Altersmäßig kann die Fauna in das tiefere Callov eingestuft werden. Hierfür spricht zunächst die große Anzahl der Macrocephalitinen. Auch die Untergattung *Paroxycerites* gehört nach WESTERMANN & CALLOMON (1988: 30) dem unteren Callov an. Das Vorkommen von *B. (k.)* aff. *cosmopolitus* deutet auch auf diese Annahme hin. Das Fehlen von Reineckeiden – sie stellen normalerweise die Hauptmenge der Ammoniten im mittleren Callov des Irans – mag auch ein Anzeichen für das vermutete Alter sein.

Schriftenverzeichnis

AGHANABATI, S. A. (1977): Etude géologique de la région de Kalmard (W Tabas). – Geol. Surv. Iran, Rep., **35**: 1–230, 8 Taf., 46 Abb.; Tehran.

BARDHAN, S.; DATTA, K.; JANA, S.K. & PRAMANIK, D. (1994): Dimorphism in *Kheraiceras* SPATH from the Callovian Chari Formation, Kutch, India. – J. Paleont., **68** (2): 287-293, 6 Abb., 1 Tab.; Lawrence.

BREISTROFFER, M. (1947): Notes de nomenclature paléozoologique. I. – Ammonites jurassiques et crétacées. - Procès-verbaux mensuels de la Société scientifiques Dauphiné, Ancienne Société de statistique, des Sciences naturelle et des Arts industriels du département de l'Isère, 26. année, **195**: 5 S.; Grenoble.

Callomon, J. H.; Dietl, G.; Niederhöfer, H.-J. (1989): Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwäbischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **148**: 13 S., 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Callomon, J. H.; Dietl, G. & Niederhöfer, H.-J. (1992): On the true stratigraphic position of *Macrocephalites macrocephalus* (Schlotheim, 1813) and the nomenclature of the standard Middle Jurassic, Macrocephalus Zone. – Stuttgarter Beitr. Naturkde. , Ser. B, **185**: 65 S., 10 Taf., 13 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Elmi, S. & Gauthier, H. (1994: in Fischer, J.-C., ed.): Révision critique de la Paléontologie francaise d'Alcide d'Orbigny, incluant la réédition de l'original. – Vol. 1: Céphalopodes jurassiques, XII+340 S., 90 Taf., 41 Abb., + Réédition; Paris (Masson).

Joly, B. (1976): Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Généralité sur les Phylloceratidae et quelques Juraphyllitidae. – Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **67**: 471 S., 61 Taf.; Lyon.

Khimshiashvili, N. G. (1957): Oberjurassische Fauna von Grusinien (Cephalopoda und Lamellibranchiata) (russ). – Akad. Nauk. Grus. SSR, Sektor Paleobiol., **1957**: 313 S., 31 Taf., 13 Abb.; Tbilisi.

Kimshiashvili, N.G. (1984): Die Grossouvriinen des Kaukasus (russ.). - Akad. Nauk. Grus. SSR., Inst. Paleobiol. Davitasvili, **1984**: 79 S., 13 Taf., 1 Tab.; Tbilisi.

Kluyver, H. M.; Tirrul, R.; Chance, P. N.; Johns, G. W. & Meixner, H. M. (1983): Explanatory text of the Naybandan Quadrangle Map 1:250.000. – Geol. Surv. Iran, Geol. Quadrangle **J8**: 1–143, 38 Abb., 8 Tab.; Tehran.

Loczy v. Locz, L. jun. (1915): Monographie der Villányer Callovien-Ammoniten. – Geologica Hungarica, **1** (3–4): 255–507, Taf. 13–26, 149 Abb., 2 Tab.; Budapest.

Lominadze, T.A. (1967): Kellovejskie Makrozefalitidy Gruzii i severnego Kavkaza (russ.). - Akad. Nauk Grus. SSR, **1967**: 208 S., 22 Taf., 71 Abb., 34 Tab.; Tbilisi.

Mangold, C. (1971): Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura méridional au Bathonien et au Callovien. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **41** (2; 1970): 246 S., 16 Taf., 160 Abb.; Lyon.

Mangold, C.; Marchand, D.; Thierry, J. & Tarkowski, R. (1996): Les ammonites de l'Oolithe de Balin (Pologne); nouvelles donnéé et réinterprétation stratigraphique. – Rev. Paléobiologie, **15** (1): 55–77, 3 Taf.; Genève.

Neumayr, M. (1871): Die Cephalopoden-Fauna der Oolithe von Balin bei Krakau. – Abh. k. k. geol. Reichsanstalt, **5**: 19–54, Taf. 9–15; Wien.

Orbigny, A. de (1842–1849): Paléontologie francaise – Terrains oolitiques ou jurassiques. **1**: Céphalopodes, 642 S., 234 Taf. (Text + Atlas); Paris (Orbigny, Masson).

Quenstedt, F. A. (1845–1849): Petrefactenkunde Deutschlands. I. Die Cephalopoden. – Text + Atlas, IV+581 S., Taf. 1–36; Tübingen (Fues).

Quenstedt, F. A. (1886–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. II. Der Braune Jura. – Text + Atlas, 441–815, Taf. 55–90; Stuttgart (Schweizerbart).

Ruttner, A; Nabavi, M. & Hadjian, J. (1968): Geology of the Shirgesht area (Tabas area, East Iran). – Geol. Surv. Iran, Rep., **4**: 1–133, 5 Taf., 38 Abb., 1 geol. Karte; Tehran.

Seyed-Emami, K.; Schairer, G.; Aghanabati, S. A. & Fazl, M. (1991): Ammoniten aus dem Bathon der Gegend von Tabas-Nayband (Zentraliran). – Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 65–100, 8 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; München.

Spath, L. F. (1927–1933): Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). – Palaeont. Indica, N. S., **9** (2): 1–945, Taf. 1–130, 9 Abb., 2 Tab.; Calcutta.

Stöcklin, J.; Eftekhar-Nezhad, J. & Hushmand-Ladeh, A. (1965): Geology of the Shotori Range (Tabas area, East Iran). – Geol. Surv. Iran, Rep., **3**: 1–69, 2 Taf., 33 Abb., 1 geol. Karte; Tehran.

Thierry, J. (1978): Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). Systématique et évolution, biostratigraphie, biogéographie: Europe et domaine indo-malgache. – Mém. géol. Univ. Dijon, **4**: XI+490 S., 36 Taf., 175 Abb.; Dijon.

Westermann, G. (1958): Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. – Beih. geol. Jb, **32**: 103 S., 49 Taf., 9 Abb., 2 Tab.; Hannover.

Westermann, G. E. G. & Callomon, J. H. (1988): The Macrocephalitinae and associated Bathonian and early Callovian (Jurassic) ammonoids of the Sula Island and New Guinea. – Palaeontographica, A, **203** (1–3): 1–90, 19 Taf., 24 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

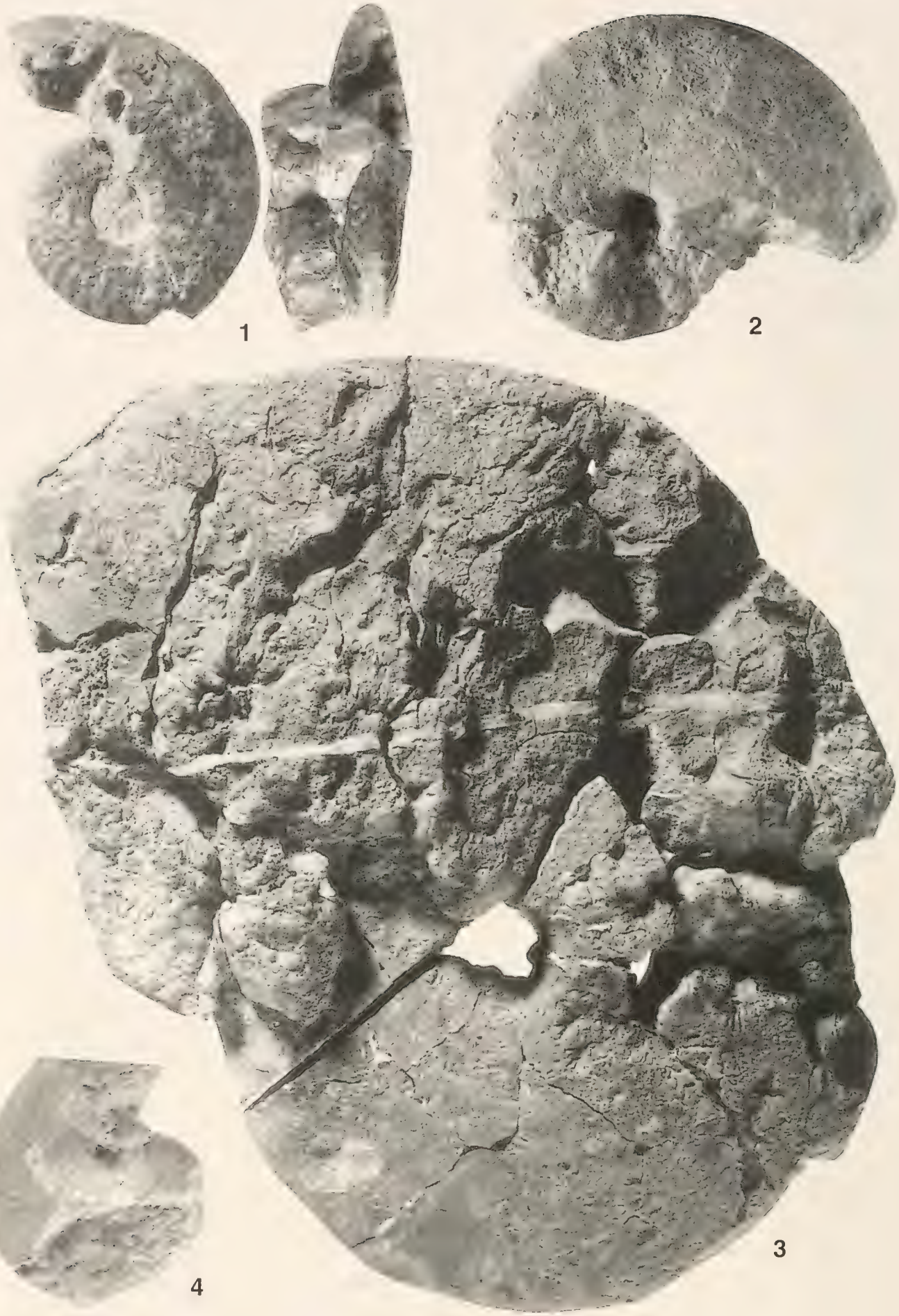
Fig. 1–3: *Oxycerites (Paroxycerites) subdiscus* (Orbigny). x1.
1: E–1; Innenwindung zu Fig. 3.
2: E-2.
3: E–1; Außenwindungen zu Fig. 1.
Fig. 4: cf. *Phylloceras (Partschiceras)* sp. E-0. x1.

Tafel 2

Fig. 1: *Oxycerites (Paroxycerites) subdiscus* (Orbigny). E-6. x1.
Fig. 2: *Macrocephalites* cf. *subtrapezinus* (Waagen). E-33. x1.
Fig. 3: *Choffatia euryptycha* (Neumayr) sensu Khimshiashvili. E-11. x1.

Tafel 3

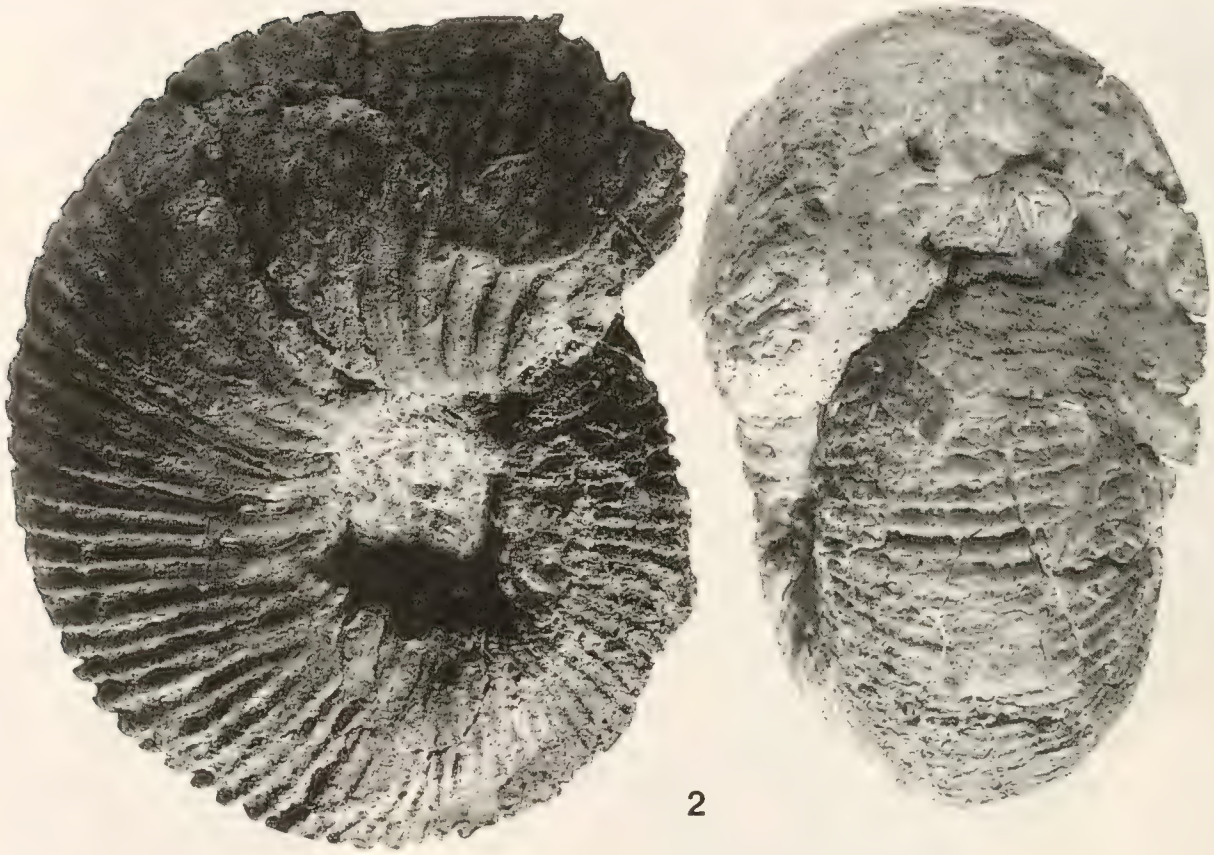
Fig. 1: *Macrocephalites* cf. *macrocephalus* (Schlotheim) sensu Zittel. E-31. x1.
Fig. 2: *Macrocephalus* cf. *caucasicus* Djanelidze. E-27. x1.



SEYED-EMAMI, K. et al.: Callov-Ammoniten **Tafel 1**

1
2
3

1



2

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	41–51	München, 15. 12. 1997

Weitere Beiträge zur jungtertiären Fischfauna von Trakien (Türkei)

Von Neriman Rückert-Ülkümen*)

Mit 2 Tafeln und 10 Abbildungen

Kurzfassung

Aus jungtertiären Ablagerungen von Avcılar und Pınarhisar wird eine kleine Fisch-Fauna beschrieben, teilweise mit Otolithen in situ. Es handelt sich um 7 Taxa der Genera *Clupeonella, Alosa, Sardina, Serranus* und *Palaeogadus*, darunter eine neue Art: *Clupeonella trigonokephale* n. sp. aus Pınarhisar. Die gesamte Fisch-Fauna weist auf ein brackisches Milieu, *Serranus* sp. auf marine Einflüsse hin. Das bisherige Alter, Sarmatium, wird bestätigt.

Abstract

A small fish fauna, partly with otolithes preserved in situ, from late Tertiary deposits of Avcılar and Pınarhisar, is described, including seven taxa of the genera *Clupeonella, Alosa, Sardina, Serranus* and *Palaeogadus*, with a new species: *Clupeonella trigonokephale n.* sp. from Pınarhisar. The fish fauna indicates a brackish environment, exept *Serranus* sp. pointig to a marine influence. The age of the deposits has been determined as Sarmatian which can be confirmed.

Einleitung

Anlaß zu der vorliegenden Arbeit waren neue Funde von gut erhaltenen Fischen, überwiegend aus Avcılar, nur zwei Exemplare, Holotypus und Paratypus (jeweils mit Gegenplatte) von *Clupeonella trigonokephale* n. sp. aus Pınarhisar. Neben dieser neuen Art sind weitere Clupeidae, Serranidae und Gadidae nachgewiesen. Alle Funde sind – neben ihrem Beitrag zur Kenntnis der jungtertiären Fischfauna Thrakiens – auch ökologisch und stratigraphisch von Bedeutung. Sie belegen ein überwiegend brackisches Milieu mit gelegentlich marinem Einfluß (*Serranus* sp.), ferner Altersgleichheit der beiden Fundorte Avcılar und Pınarhisar. Die Belege werden in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München unter der Invertarnummer 1980 X aufbewahrt.

*) Dr. Neriman Rückert-Ülkümen, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München.

Die Abkürzungen auf den Textabbildungen bzw. im Text bedeuten:

Dt Dentale, Ep Epuralia, Fr Frontale, Hy Hypuralia, Inh Interhämalia, Iop Interoperculum, Ksp Kielschuppen, La Lacrimale, Mx Maxillare, Mtp Metapterygoid, Op Operculum, Or Orbita, Pmx Prämaxillare, Pop Präoperculum, Pr Prädorsalknochen, Psph Parasphenoid, Pw Pleuralwirbel, Qu Quadratum, Sop Suboperculum, Sor Suborbita.

A Analis, D Dorsalis, KH Körperhöhe, KL Körperlänge, P Pectoralis, R Rippen, Sch Schuppe, U Uralwirbel, V Ventralis, W Wirbel.

Dank

Mein besonderer Dank geht zuerst an den Direktor von Universitätsinstitut und Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, Herrn Prof. Dr. D. Herm, für seine Unterstützung. Weiterhin danke ich Herrn K. Dossow für die Anfertigung der Abbildungen und Mithilfe bei der Tafelgestaltung sowie Herrn G. Bergmeier für die Fotoarbeiten.

Beschreibung

Ordnung: Clupeiformes

Familie Clupeidae Cuvier 1817

Gattung *Alosa* Cuvier 1829

Typus-Art: *Clupea alosa* Linnaeus 1758

Alosa crassa Sauvage 1873

Taf.1, Fig. 4, Abb. 1

*1873 *Alosa crassa* Sauvage. – Sauvage, S. 243, Fig. 67.
1901 *Clupea numidica* (Sauvage). – Woodward, S. 151–152.
1927 *Alosa crassa* Sauvage. – Arambourg, S .22–24, Pl 1, Fig. 4, 5; Pl II, Fig. 2, 3; Pl. III, Fig. 1, 2.
1965 *Alosa crassa* Sauvage. – Rückert-Ülkümen, S.331, Taf. 24, Fig. 21–23.
1994 *Alosa crassa* Sauvage. – Rückert-Ülkümen, S. 178–179, Abb. 7.

Material: 3 Exemplare; Inv.-Nr. BSP 1980 X 929-931.
Fundort: Avcılar.
Alter: Sarmatium.

Beschreibung: Ein Exemplar zeigt das für *Alosa crassa* charakteristische Schuppenkleid. Die beiden anderen sind nicht vollständig erhalten, lassen aber die meisten für *A. crassa* bezeich-

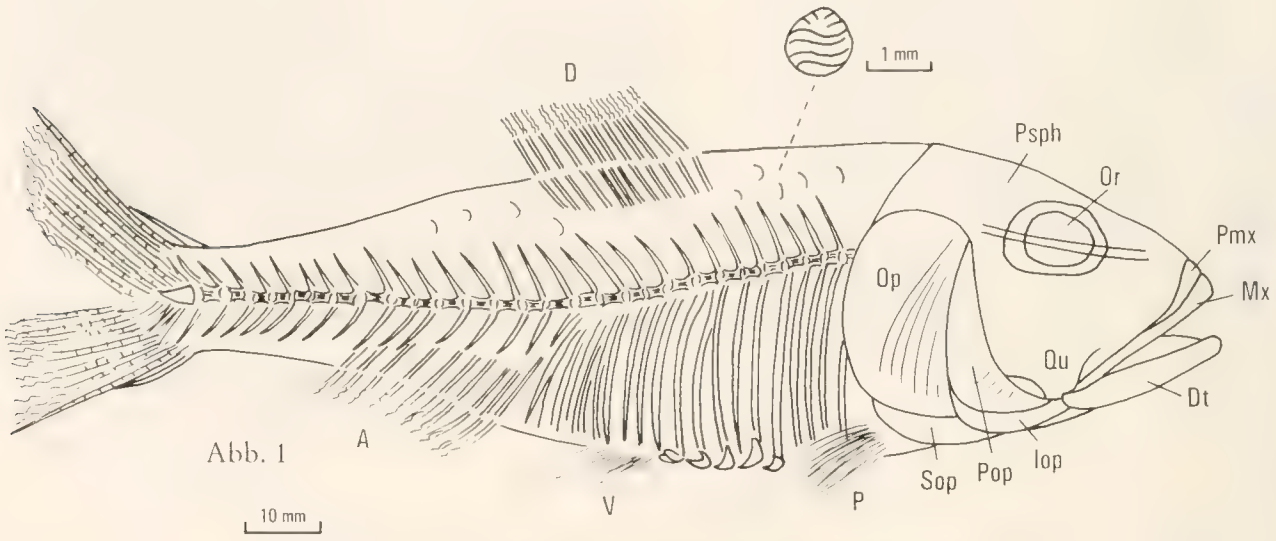


Abb. 1

Abb. 1: *Alosa crassa* Sauvage 1873 (Abkürzungen vgl. oben).

nenden Merkmale erkennen. Die Körperlänge des vollständigen Exemplars beträgt 158 mm, die Körperhöhe 40 mm, die Kopflänge 37 mm, die Kopfhöhe 32 mm.

Flossenformel und Wirbel: D=15, A=18, V=8, P=12, W=23+17; ferner 20 Rippen und ebensoviel Kielschuppen. Einige der 23 Abdominal-Wirbel liegen noch im Kopfbereich.

Bemerkungen: *Alosa crassa* SAUVAGE wurde 1965 erstmals in den Sarmat-Ablagerungen von Pınarhisar nachgewiesen und von RÜCKERT-ÜLKÜMEN (1994: 178-179, Abb. 7) anhand von neuem Material nochmals ausführlich beschrieben. Dieselbe Art liegt nunmehr auch aus den Sarmat-Ablagerungen von Avcılar nahe dem Küçükçekmece See vor.

Alosa avcilarensis RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1994
Taf. 2, Fig. 3, Abb. 2,3

*1994 *Alosa avcilarensis* n. sp. – RÜCKERT-ÜLKÜMEN, S. 177-178, Taf. V, Fig. 1–3.

Material: Zwei Bruchstücke, eine Schuppe; Inv.-Nr. BSP 1980 X 932-934.
Fundort: Avcılar.
Alter: Sarmatium.

Beschreibung: Ein Exemplar (Inv.-Nr. BSP 1980 X 934, Taf. 2, Fig. 3, Abb. 2) zeigt noch sehr gut erhaltene Kopfknochen. Seine Kopflänge beträgt 28 mm, die Höhe 25 mm. Die runde Orbita liegt nahe dem Frontale und ein dünnes Parasphenoid befindet sich an der unteren Seite der Orbita. Die circumorbitalen Hautknochen sind zerstört, aber ihre äußeren Ränder kann man noch erkennen . Das Lacrimale ist kurz und klein. Das rechteckige Operculum ist hinten etwas gegen die Innenseite eingebuchtet und durch feine Rillen gefurcht. Das schmale Präoperculum ist kräftiger entwickelt und hat, wie auch die übrigen Opercular-Teile, glatte Ränder. Die Maul-Öffnung ist klein, das Dentale im Gegensatz zum Maxillare sehr kräftig. Unter den Kopfknochen hat sich noch ein weiteres kleines Clupeiden-Exemplar von 20 mm Körperlänge (ohne Schwanz), erhalten, das nicht näher beschrieben werden kann.

Flossenformel und Wirbelzahl: D=10, A=14, P=14, V=5, C=3.I.10 - 10.I.3; W=34.

Das zweite Exempar (Inv.-Nr. BSP 1980 X 934) zeigt nur ein gut erhaltenes Schuppenkleid und Teile des Kopfes.

Der gegabelte Schwanz des bereits 1994 beschriebenen Paratypus, Inv.-Nr. BSP 1980 X 637 (Abb. 3), ist mittelgroß. Der letzte kleine Wirbel neigt sich nach oben und ist auf beiden Seiten mit drei gut gebauten Hypuralia besetzt. Die tief gegabelte Schwanzflosse besteht aus beiderseits 10 geteilten Strahlen, außen einem großen Stachel und je drei Dornen. Die

Abb. 2

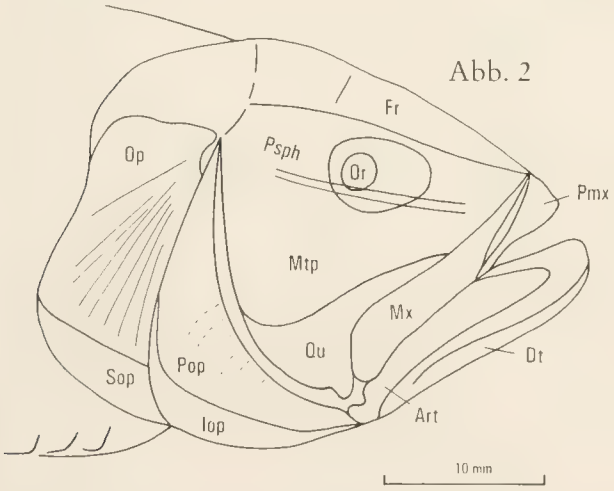


Abb. 3

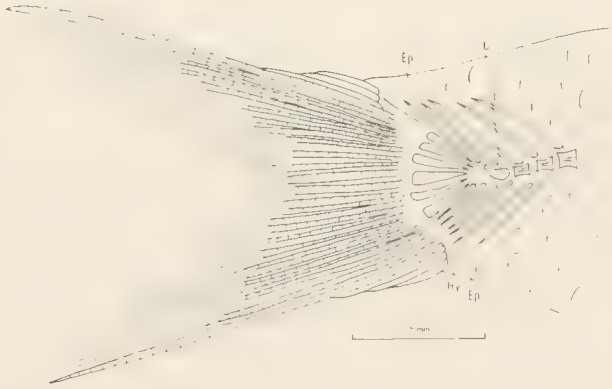


Abb. 2–3: *Alosa avcilarensis* RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1994. Abb. 2 Kopf, Abb. 3 Schwanz (Abkürzungen vgl. S. 42).

Einzelschuppe Inv.-Nr. BSP X 933 ist oval, mit feinen konzentrischen Streifen, die von außen bis zum Nodus verlaufen. Dazwischen liegen bis 7 konzentrische wellenförmige Furchen. Die Schuppen dieser Art sind also wie bei *Alosa crassa* SAUVAGE mit feinen Streifen und Furchen verziert, unterscheiden sich aber durch ihre konzentrische Anordnung (vgl. RÜCKERT-ÜLKÜMEN: 1994, Abb. 7).

Bemerkungen: Die von RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1994 neu beschriebene *Alosa avcilarensis* zeigt auf den Foto-Aufnahmen wegen ihrer dunklen Fossilisation nur wenig Details. Die von derselben Art aufgefundenen Exemplare aus helleren Schichten an demselben Ort bieten die Möglichkeit, Kopfknochen und Schuppen nochmals detailliert zu beschreiben und besser abzubilden.

Gattung *Clupeonella* KESSLER 1877

Typus-Art: *Clupeonella grimmi* KESSLER 1877

Clupeonella marmorensis (WOODWARD 1904)
Taf. 2, Fig. 5,6, Abb. 4,5

*1904 *Diplomystus marmorensis* n. sp. – WOODWARD, S.284, Taf. 24, Fig. 28.
1965 *Diplomystus marmorensis* WOODWARD. – RÜCKERT-ÜLKÜMEN, S. 323, Taf. 23, Fig.17.
1990 *Diplomystus marmorensis* WOODWARD. – RÜCKERT-ÜLKÜMEN, S. 30-31, Taf. 1–2.
1994 *Clupeonella marmorensis* (WOODWARD 1904). – RÜCKERT-ÜLKÜMEN: S. 170–171, Taf. 1, Fig. 1–2, Abb. 1.

Material: Ein Exemplar (Platte u. Gegenplatte) Inv.-Nr. BSP 1980 X 939 a, b (nicht abgebildet) und zwei Kopfteile mit Otolithen Inv.-Nr. BSP 1980 X 937, 938 (Taf. 2, Fig. 5, 6).

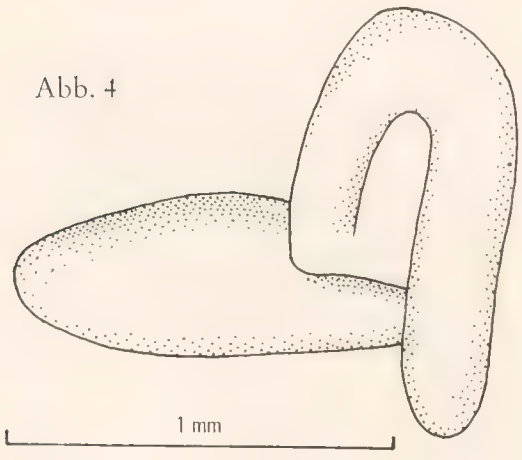
Fundort: Avcılar.

Alter: Sarmatium.

Beschreibung: Die Körperlänge des vollständigen Exemplars beträgt ca 60 mm, die Körperhöhe bei der Dorsalis 12 mm.

Flossenformel: D=12, A=18, V=6, P=6-8; Wirbelzahl: W=22+16.

Bei den beiden weiteren nur als Bruchstücke erhaltenen Exemplaren von *Clupeonella marmorensis* aus Avcılar wurden der linke und der rechte Otolith in situ gefunden. Es handelt sich bei dem besseren Exemplar um einen Teil vom Kopf und von der vorderen Körperhälfte. Die Dorsalflossen zeigen 12 Strahlen. Zwischen Kopf und Dorsalflosse liegen 7 Prädorsalknochen; die kleinen Schuppen zeigen feine Streifen. Das weniger gut erhaltene Bruchstück hat die besseren Otolithen. Alle Otolithen wurden in situ belassen.



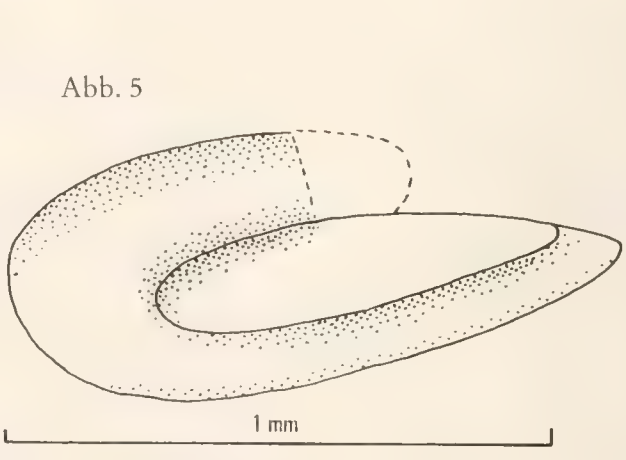


Abb. 4–5: *Clupeonella marmorensis* (WOODWARD 1904), Otolithen.

Kurzbeschreibung: Die Otolithen sind länglich, Dorsal- und Ventralrand ohne Kerben. Das kräftige Rostrum springt weit hervor und endet spitzig. Das Antirostrum beider Otolithen ist beschädigt. Der breite Sulcus erstreckt sich gegen den Hinterrand; die Cauda ist breit und geschlossen. Das Ostium ist nicht von der Cauda getrennt; der durchgehende, tiefe Sulcus liegt median. Crista inferior und superior sind kräftig entwickelt, mit sehr schmaler Area.

Maße der Sagitta:

L = 1,1 mm.
H = 0,5 mm.
L/H = 2,2.

Clupeonella trigonokephale n. sp.
Taf. 1, Fig. 1–3, Abb. 6,7

Holotypus: Ein Exemplar (Platte u. Gegenplatte), Inv.-Nr. BSP 1980 X 959 a,b.
Paratypus: Ein Exemplar (Platte u. Gegenplatte), Inv.-Nr. BSP 1980 X 960 a,b.
Locus typicus: Pınarhisar.
Stratum typicum: Fischschichten des Sarmatiums.
Derivatio nominis: Von (griech.) tri=drei, gonia=Ecke, Kante und kephale=Kopf, wegen des annähernd dreieckigen Kopfes.

Diagnose: Ein buckliger Fisch der Gattung *Clupeonella* mit annähernd dreieckigem Kopf, dessen Winkel ca 45° beträgt. Unterkiefer kräftiger als der Oberkiefer; kleines Maul. Der schlanke Körper, dessen obere Hälfte niedriger als die untere ist, mit Cycloid-Schuppen bedeckt.

Beschreibung: Die Gesamtlänge des Holotypus beträgt 90 mm, seine Höhe, am hinteren Kopf gemessen, 24 mm. Der Kopf ist 25 mm lang und 20 mm hoch. Das Verhältnis Körperlänge:Kopflänge beträgt 3,6. Der dreieckige Kopf erscheint durch den Hinterkopf-Buckel etwas gedrückt, mit einem Winkel von etwa 45°. Die Orbita ist verhältnismäßig groß und liegt nahe am Frontale. Das kleine Maul zeigt im Gegensatz zu dem kurzen Maxillare ein kräftiges und langes Dentale. Das große Operculum weist sehr feine Rillen auf; das Suboperculum ist schmal und alle Ränder des Opercular-Apparats sind glatt. Die Dorsalflosse liegt etwas vor der Mitte des Körpers, hat vorne einen ungeteilten und danach 13 geteilte Strahlen mit 13 Interhämalia. Vor der Dorsalflosse liegen 8 kräftige Prädorsalknochen. Die Analflosse beginnt etwas hinter der Dorsalflosse, hat 18 Strahlen, davon die zwei letzten länger und geteilt, sowie 18 Interhämalia. Die Ventralflossen befinden sich unter der Dorsalflosse und haben ca. 6 Strahlen. Die Pectoralflossen liegen an der Ventralseite direkt hinter dem Kopf und besitzen 8 Strahlen. Die 24 feinen langen Rippen reichen bis zur Bauchkante und verbinden sich mit ebensoviel Kielschuppen. Die obere Körperhälfte ist viel niedriger als die untere. Der Caudalteil des Körpers ist viel kürzer als der Abdominalteil und besitzt 15 Wirbel, der Abdominalteil 26, davon 3 im Kopfbereich. Die Schwanzflosse ist tief gegabelt und hat C=7.I.7 - 7.I.5 Strahlen (Abb.6). Die Cycloidschuppen sind mittelgroß, haben drei oder etwas mehr parallele Rillen (Abb.7). Eine Seitenlinie ist nicht erkennbar. Der Paratypus hat einen etwas größeren und gedrungeneren Körper als der Holotypus; sein Kopf ist abwärts geneigt. Die übrigen Merkmale stimmen überein. Wahrscheinlich handelt es sich beim Paratypus um ein Weibchen, beim Holotypus um ein Männchen.

Beziehungen: *Clupeonella trigonokephale* n. sp. zeigt durch ihren kurzen dreieckigen Kopf und die Zahl der Strahlen von Dorsal- und Analflossen enge Beziehungen zu *Clupeonella ovalis* (Rückert-Ülkumen), unterscheidet sich aber durch den buckeligen Rücken hinter dem Kopf und den etwas schlankeren Körper sowie die mittelgroßen, mit mehreren parallelen Rillen versehenen Cycloid-Schuppen (Abb. 7).

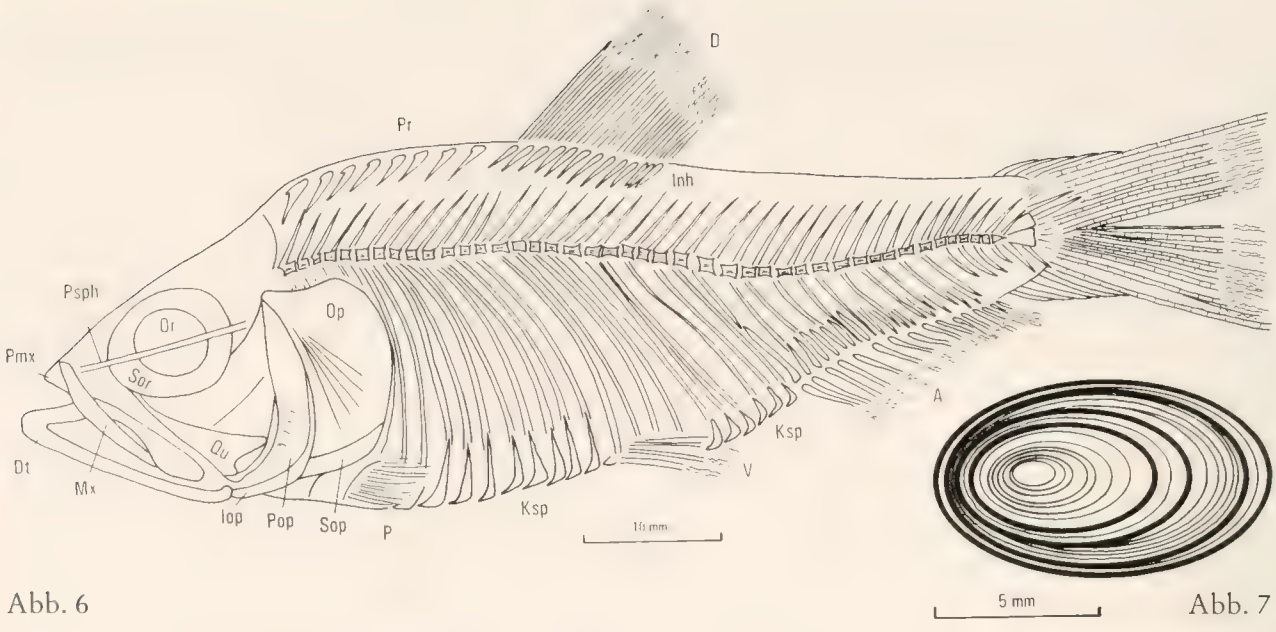


Abb. 6 Abb. 7

Abb. 6–7: *Clupeonella trigonokephale* n. sp. Abb. 6 Rekonstruktion des Körpers, Abb. 7 Schuppe (Abkürzungen vgl. S. 42).

Zum Vergleich: Flossenformel, Wirbelzahl und Körperverhältnisse:

Clupeonella ovalis (Rückert-Ülkümen): D=14, A=18-20, V=5-8, P=12; W=22+16; KL/Kopfl=3.

Clupeonella trigonokephale n. sp. : D=14, A=18, V=6, P=7; W=26+15; KL/Kopfl.=3,3-3,6.

Gattung *Sardina* Antipa 1906

Typus-Art *Sardina beogica* Antipa 1906

Sardina pulchra (Simigielska 1966)
Abb. 8

*1966 *Clupea pulchra* n. sp. – Smigielska, S. 205–276, Pl.XII, Fig. 1a-b, 2a–b.
1979 *Clupea pulchra* Smigielska. – Smigielska, S. 295–336, Textfig. 3, Pl. I, Fig. 4.
1993 *Sardina pulchra* (Smigielska). – Rückert-Ülkümen, S. 65, Taf. I, Fig. 3.
1996 *Sardina pulchra* (Smigielska). – Rückert-Ülkümen, S. 120, Taf. I, Fig. 2.

Material: Eine linke Sagitta, Inv.-Nr. BSP 1980 X 947.
Fundort: Avcılar, Autobahneinschnitt am W-Ufer des Küçükçekmece Sees.
Alter: Sarmatium.

Kurzbeschreibung: Eine sehr gut erhaltene linke Sagitta. Der Ventralrand der Sagitta ist gekerbt. Das Rostrum springt weit hervor, das Antirostrum ist spitzig mit einer tief eingeschnittenen Excisura. Die Crista superior ist gut entwickelt und zeigt eine schmale Area (Abb. 8).

Maße der abgebildeten Sagitta:

L = 0,75 mm.
H = 0,4 mm.
L/H = 1,87.

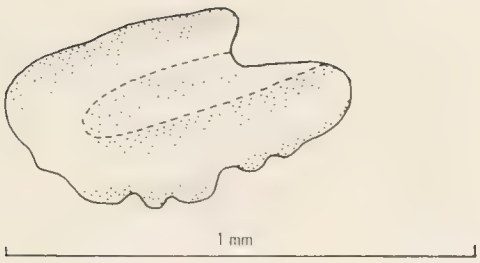


Abb. 8: *Sardina pulchra* (Smigielska 1966), Otolith.

Ordnung Perciformes

Familie Serranidae Swainson 1839

Gattung *Serranus* Cuvier 1817

Typus-Art: *Lucioperca marina* Cuvier 1817

Serranus sp.
Taf. 2, Fig. 1-2, Abb. 9

Material: Ein Exemplar (Platte und Gegenplatte), Inv.-Nr. BSP 1980 X 936 a,b.
Fundort: Avcılar.
Alter: Sarmatium.

Beschreibung: Ein schmaler und kleiner Fisch, dem leider Kopf und ein Stück des vorderen Körperteils fehlen. Ohne Kopf beträgt die Körperlänge 60 mm, seine Höhe 20 mm. Bei der Dorsalflosse sind von dem vorderen, stacheligen Teil nur zwei Stacheln erhalten. Dahinter liegen 9 oder 10 Strahlen. Die Analflosse zeigt vorne drei Stacheln (nur als Abdrucke erhalten), davon der erste als kürzester, ferner 9 Strahlen. Die Ventralflosse trägt vorne einen Stachel und 5 Strahlen. Man zählt 20 Wirbel, davon 14 im Caudalteil; die vorderen Abdominalwirbel fehlen. Der ganze Körper ist mit winzigen Ctenoidschuppen bedeckt (Abb.9).

Bemerkungen: Das vorliegende Exemplar wurde erst bei der Präparation des Paratypus von *Alosa avcilarensis* Rückert-Ülkümen (1994) zufällig freigelegt und ist deshalb unvollständig erhalten. Jedoch beweisen die noch überlieferten Merkmale, daß es sich um einen *Serranus* sp. handelt: sein charakteristischer Körperbau, drei Stacheln an der Analflosse, zweiteilige durchgehende Dorsalflosse mit einem vorderen stacheligen Teil und einem hinteren mit geteilten Strahlen. Das Stück läßt sich mit *Serranus altus* Kramberger (vgl. Kramberger 1882, S. 101, Taf. 23, Fig. 1) aus den Obermiozän-Schichten von Agram (heute Zagreb), Kroatien, vergleichen, besonders bezüglich der Körperform wie der Zahl der Anal- und Ventralflossen. Auch die Ctenoidschuppen sind für die Gattung *Serranus* bezeichnend. Heute sind die Serranidae im Schwarzen Meer mit zwei Gattungen vertreten: *Serranus* und *Morone*. Sie leben im Küstenbereich. Beide sind auch schon im Tertiär von Thrakien nachgewiesen.

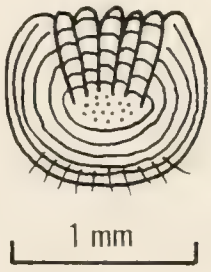


Abb. 9: *Serranus* sp., Schuppe.

Ordnung Gadiformes

Familie Gadidae Rafinesque 1810

Gattung *Palaeogadus* Rath 1859

Typus-Art: *Palaeogadus troschelli* Rath 1859

Palaeogadus aequipartitus Rückert-Ülkümen 1993
Abb.10

Material: Eine linke Sagitta, Inv.-Nr. BSP 1980 X 948.
Fundort: Avcılar, Autobahneinschnitt am W-Ufer des Küçükçekmece Sees.
Alter: Sarmatium.
Kurzbeschreibung: Die länglich-ovale Sagitta mit medianem Sulcus zeigt in der Mitte eine tiefe Einschnürung. Die Innenseite des Otoliths ist ein wenig, die Außenseite stark konvex (Abb. 10).

Maße der abgebildeten Sagitta:
L = 1,25 mm.
H = 0,5 mm.
L/H = 2,5

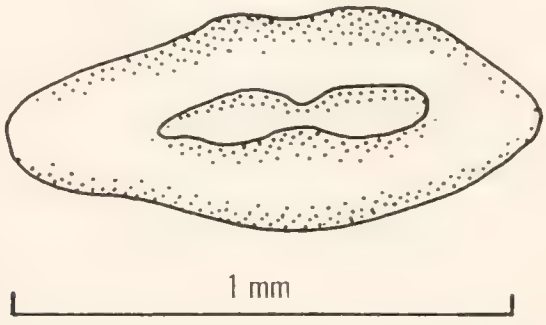


Abb. 10: *Palaeogadus aequipartitus* Rückert-Ülkümen 1993, Otolith.

Schriftenverzeichnis

Aramboug, C. (1927): Les poissons fossiles d'Oran. – Mat. Carte Géol. Algérie, (1) Paléont. **6**: 1–199, 46 Taf., 49 Abb., 7 Tab.; Alger.

Rückert-Ülkümen, N. (1965): Fossile Fische aus dem Sarmat von Pınarhisar (Türkisch-Thrakien). – Senck. leth. **46** a: 315–361, Taf. 22–29, Abb. 1–2; Frankfurt a. M.

Rückert-Ülkümen, N. (1990): Neue Ergebnisse zum Alter der miozänen Fisch-Schichten in Nord-Thrakien (Türkei). Stratigraphie I. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist Geol., **30**: 27–37, 3 Taf., 3 Abb.; München.

Rückert-Ülkümen, N. (1994): Zur systematischen Stellung einiger Clupeidae aus Thrakien, Türkei. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 169–185, 5 Taf., 8 Abb.; München.

Rückert-Ülkümen, N. (1996): Weitere Beiträge zur Otolithenfauna von Avcılar W Küçükçekmece See (Thrakien, Türkei). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 117–133, 3 Taf., 1 Tab.; München.

Rückert-Ülkümen, N. , Kaya,O. & Hottenrott, M. (1993): Neue Beiträge zur Tertiär-Stratigraphie und Otolithenfauna der Umgebung von Istanbul (Küçükçekmece- und Büyükçekmece See), Türkei. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **33**: 51–89, 5 Taf., 5 Abb., München.

Sauvage, H. E. (1873): Mémoire sur la faune ichthyologique de la période tertiare et plus spécialement sur les poissons fossiles d'Oran (Algérie) et sur ceux découverts par M. R. Alby à Licata en Secile. – Ann. Sci. Géol., **4**, No. 1: 1–256, 16 Taf.: Paris.

Smigielska, T. (1966): Otoliths of fishes from the Tortonian of Southern Poland. – Rocz. P. T. Geol. (Ann. Soc. Geol. Pol.) **36** (3): 205–275, 10 Abb., 8 Taf.; Kraków.
Smigielska, T. (1979): Fish otoliths from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). – Acta Geol. Poland, **29** (3): 295–336, 37 Abb., 8 Taf.; Warszawa.
Woodward, A. S. (1901): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. **IV**: 1-636, 21 Taf.; London.
Woodward, A. S. (1904): Pisces. In Newton: Notes on the post-tertiary and tertiary Fossils obtained by Col. English from the District surrounding the Dardanelles. – Quart. J. geol. Soc. London, **60**: 277–292, Taf. 21–23, Tab. 1; London.

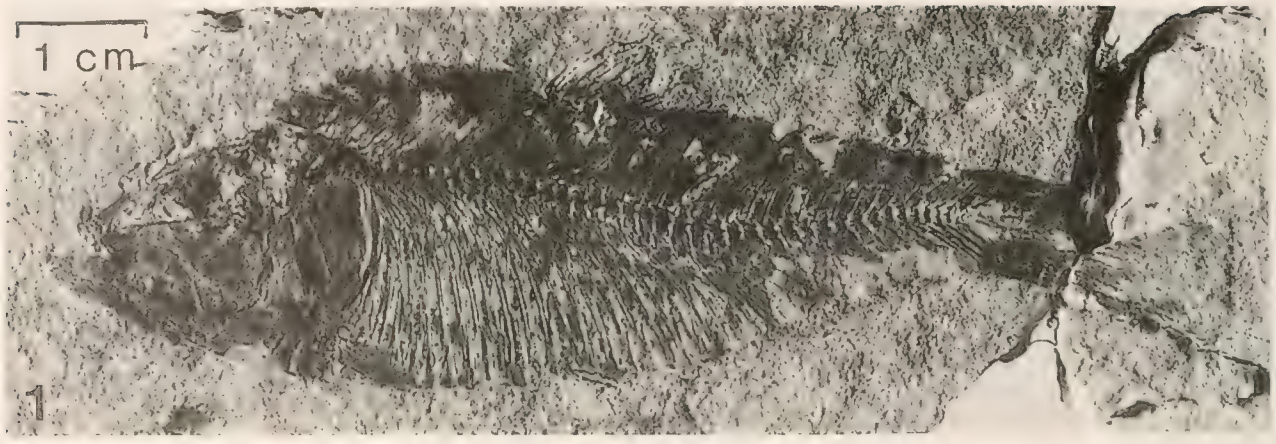
Tafelerläuterungen

Taf. 1

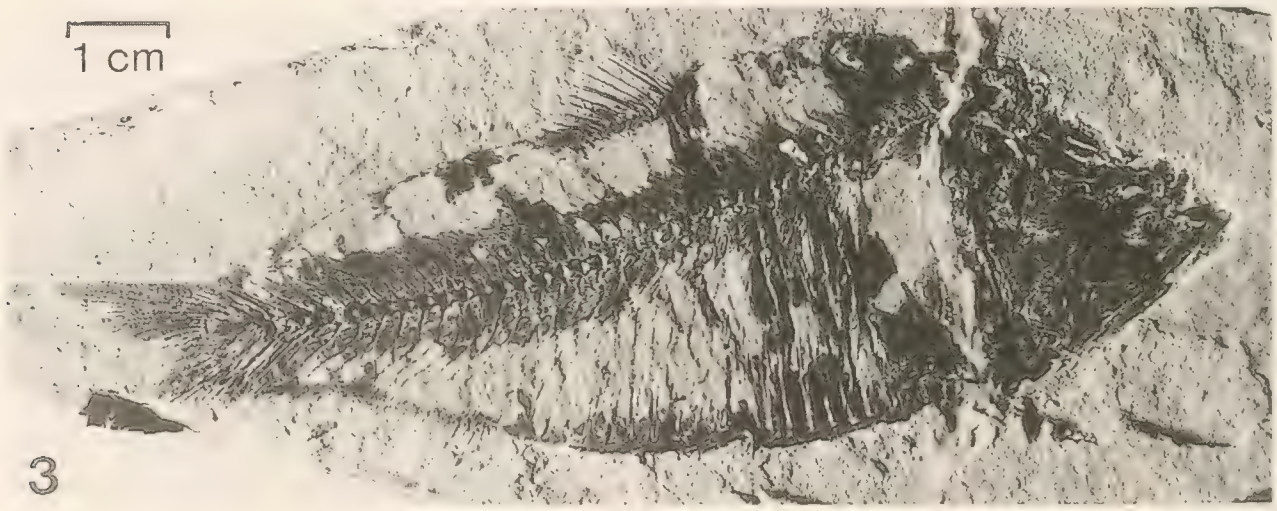
Fig. 1–2: Holotypus: *Clupeonella trigonokephale* n. sp., Sarmatium, Pınarhisar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 959 a,b (Platte u. Gegenplatte).
Fig. 3: Paratypus: *Clupeonella trigonokephale* n. sp.,Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 960 a (Platte).
Fig. 4: *Alosa crassa* Sauvage 1873, Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 929.

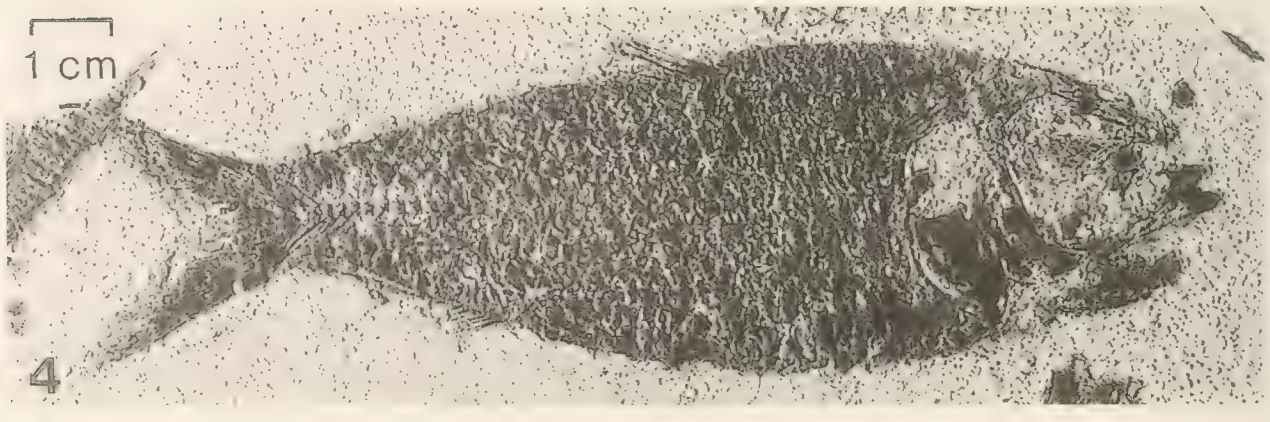
Taf. 2

Fig. 1–2: *Serranus* sp., Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 936 a,b (Platte u. Gegenplatte).
Fig. 3: *Alosa avcilarensis* Rückert-Ülkümen 1994, Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 934.
Fig. 4: *Alosa avcilarensis* Rückert-Ülkümen 1994, Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 933 (Schuppen).
Fig. 5–6: *Clupeonella marmorensis* (Woodward 1904), Sarmatium, Avcılar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 937, 938.


1 cm
1

1 cm
2


1 cm
3

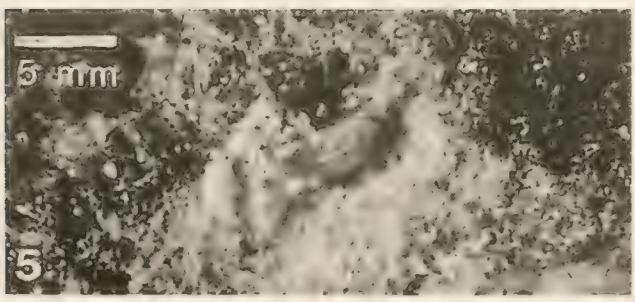

1 cm
4

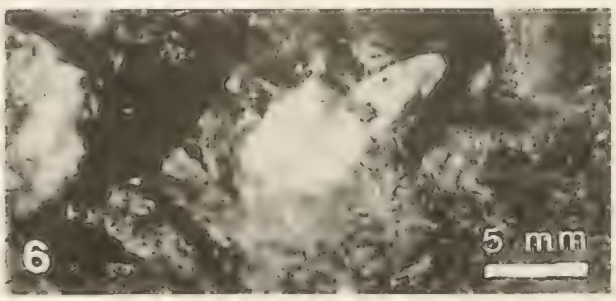
5 mm

5 mm

5 mm
3

5 mm
4


5 mm
5


6
5 mm

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	53–73	München, 15. 12. 1997

Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten

Von Melitta S. Haller-Probst*)

Mit 11 Abbildungen, 7 Tabellen und 1 Tafel

Kurzfassung

Umfangreiches Urodelenmaterial aus den Beständen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, das vorwiegend in Form isolierter Wirbel vorliegt, wird beschrieben und taxonomisch zugeordnet. Dabei konnten aus den oligozänen und miozänen süddeutschen Lokalitäten Möhren 13, 19 u. 31, Ronheim 1, Weißenburg 8, Petersbuch 2, Erkertshofen und Grafenmühle 9 stammend, *Chelotriton paradoxus, Mioproteus caucasicus, Salamandra sansaniensis* und die *Triturus-vulgaris*-Gruppe determiniert werden. Erstmals wird auch *Chioglossa meini* aus dem Unter-Miozän von der Lokalität Erkertshofen 1 beschrieben.

Abstract

The Oligocene and Miocene species *Chelotriton paradoxus*, *Chioglossa meini, Mioproteus caucasicus*, *Salamandra sansaniensis* and the *Triturus-vulgaris*-group are described from the southern German localities Möhren 13, 19 and 31, Ronheim 1, Weißenburg 8, Petersbuch 2 Erkertshofen and Grafenmühle 9. The material is basing mainly on vertebrae from the collection of the BSPM.

Inhalt

1. Einleitung 54
2. Methodik 54
2.1 Nomenklatur und Meßstecken der Wirbel 55
2.2 Bestimmungshilfe für eurasische Urodelenwirbel 55
3. Systematik und Beschreibung der bearbeiteten Taxa 59
3.1 Salamandridae: *Salamandra sansaniensis* Lartet 1851 59
3.2 Salamandridae: *Chelotriton paradoxus* Pomel 1853 61
3.3 Salamandridae: *Triturus-vulgaris*-Gruppe Linnaeus 1758 64
3.4 Salamandridae: *Chioglossa meini* Estes & Hoffstetter 1976 65
3.5 Proteidae: *Mioproteus caucasicus* Estes & Darevsky 1975 66
4. Übersicht der bearbeiteten Lokalitäten und Taxa 68
5. Diskussion 68
6. Literatur 71

*) Dr. M.S. Haller-Probst, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Universität München, Richard-Wagner-Straße 10, D- 80333 München

1. Einleitung

Die Schwanzlurche werden rezent in neun Familien (Cryptobranchidae, Hynobiidae, Proteidae, Amphiumidae, Ambystomatidae, Dicamptodontidae, Plethodontidae, Salamandridae und Sirenidae) differenziert (Frost, 1985 Ed.). Davon sind in Europa und Asien Hynobiidae, Plethodontidae, Proteidae und Salamandridae mit insgesamt elf Gattungen heimisch.

Die überwiegende Mehrheit der heute in Mitteleuropa existierenden Urodelen gehört zu den Salamandriden (*Euproctus, Salamandra, Salamandrina, Triturus*). Während *Euproctus* und *Salamandrina* mit je nur einer Art verbreitet sind, zählen zu *Triturus* mindestens sieben Taxa mit zahlreichen Unterarten. *Salamandra* ist mit *S. atra* und *S. salamandra* vertreten, von denen neueren genetischen Untersuchungen (DNA-Fingerprinting) zufolge den Unterarten von *Salamandra salamandra* voraussichtlich künftig Artstatus zuzuschreiben sein wird (Joger, 1995 mdl.). Für den Vergleich mit fossilem Material sind diese Änderungen allerdings von untergeordneter Bedeutung. Darüber hinaus existieren rezent in Mitteleuropa je ein Vertreter der Plethodontidae (*Hydromantes italicus*) und Proteidae (*Proteus anguinus*).

Seit dem Känozoikum sind in der Paläarktis sensu Estes, 1981, die Familien Cryptobranchidae Cope 1889, Proteidae Hogg 1838, Batrachosauroididae Auffenberg 1958, Dicamptodontidae (Tihen 1958), Plethodontidae Gray 1850 und Salamandridae Gray 1825 bekannt.

Von deutschen Fundstellen ist die den Cryptobranchiden zugehörige Gattung *Andrias* belegt. *Proteus, Mioproteus* und *Orthophyia* zählen zu den Proteidae, während *Palaeoproteus* zu den Batrachosauroididae gerechnet wird; die Dicamptodontidae sind mit *Geyeriella* und *Wolterstorffiella* vertreten (Estes, 1981; Estes & Schleich, 1994). Verhältnismäßig zahlreiche Fossilbelege existieren von Salamandriden (siehe Tab. 7); hier sind *Brachycormus, Chelotriton, Chioglossa, Mertensiella, Palaeopleurodeles, Salamandra, Triturus* und *Tylototriton* zu nennen (Estes, 1981, Hellmund & Böhme, 1987, Schleich, 1985).

Dank

Für wertvolle Anregungen und Unterstützung bei der Durchführung des Projektes bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. H. H. Schleich am Institut für Paläontologie und historische Geologie, München. Für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und den Zugang zum Rasterelektronenmikroskop sei Herrn Prof. Dr. D. Herm, Leiter des genannten Instituts, herzlich gedankt.

Den Herren Prof. Dr. W. Böhme, Bonn, Dr. U. Gruber, München und D. Fuchs, München, bin ich für Material und Literatur zu Dank verpflichtet; für technische Unterstützung danke ich Frau R. Liebreich, Herrn Dr. W. Wellnhofer und für Fotoarbeiten Herrn G. Bergmeier. Maßgeblich unterstützt wurde die Arbeit durch die finanzielle Förderung im Rahmen des 2. Hochschulsondergesetzes (HSP II).

2. Methodik

Nachfolgend wird bisher unbestimmtes Urodelenmaterial der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie (BSP) von mehreren süddeutschen Fundstellen determiniert und systematisch zugeordnet. Sämtliches Material liegt in Form isolierter, teilweise fragmentärer Einzelknochen vor; der Großteil besteht aus Wirbeln. Die oft schwierige taxonomische Zuordnung kann in manchen Fällen, z. B. Bei *Triturus,* nur auf Gattungsniveau als gesichert gelten. Die zahlreichen und morphologisch ähnlichen Vertreter von *Triturus* werden nur bis zur Arten-

gruppe determiniert (siehe 3.3). Aus Gründen der Nachvollziehbarkeit für den Leser wurde eine Bestimmungshilfe für eurasiche Urodelenwirbel, basierend auf rezentem Material erarbeitet. Diese ist im Anschluß an die Wirbelnomenklatur wiedergegeben.

2.1 Nomenklatur und Meßstrecken der Wirbel

Folgende Meßstrecken der Praesacralwirbel wurden gemessen:

GL: Gesamtlänge, anteriore Spitze der Praezygapophysen bis zum posterioren Ende der Postzygapophysen
PB: Maximale Entfernung der lateralen Ränder von Prae- und Postzygapophysen (siehe Abb. 1, links oben)
WL: Dorso-cranialer Punkt des Wirbelzentrums, bis caudoventrales Ende desselben
WH: Maximale Höhe des Wirbelzentrums (siehe Abb. 1, links unten)

Auf die Vermessung von Neuralbogendach und Neuralcrista (Abb. 1, rechts oben u. rechts unten) wurde verzichtet, da diese Wirbelteile bei fossilem Material besonders häufig beschädigt sind oder ganz fehlen.

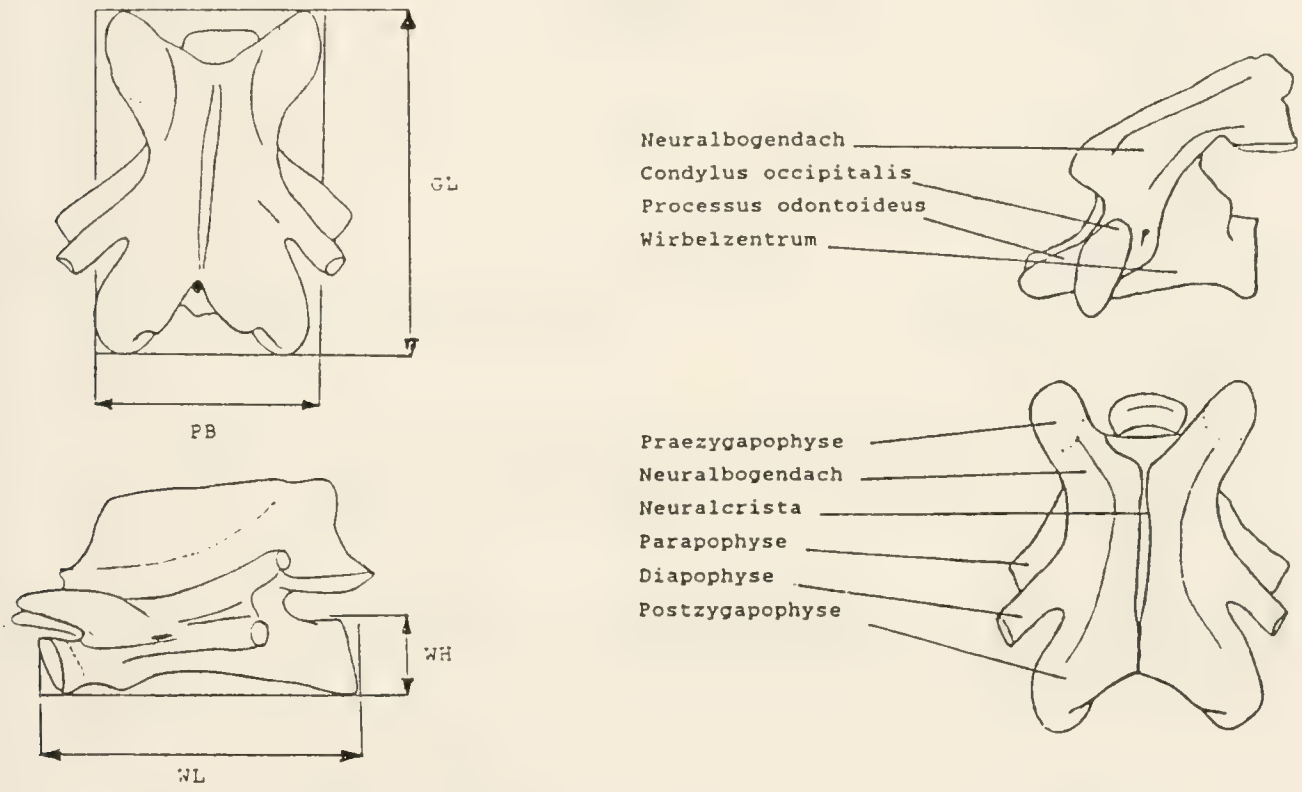


Abb. 1: Wirbelnomenklatur und -meßstecken; links oben: Meßstrecken am dorsalen Wirbel (GL u. PB); links unten; Meßstrecken am lateralen Wirbel (WL, WH); rechts oben: Nomenklatur des Halswirbels (Atlas); rechts unten: Nomenklatur der Rumpfwirbel

2.2 Bestimmungshilfe für eurasische Urodelenwirbel

1. Wirbel relativ kurz; Rippen und Querfortsätze fehlen oder sind höchstens rudimentär vorhanden, am anterioren Ende ist ein schaufelartiger Fortsatz (Processus odontoideus) deutlich ausgeprägt (siehe Abb. 2, links)

   ==> Halswirbel (HW)

Wirbel mehr oder weniger langgestreckt, Wirbellänge nimmt von cranial nach caudal zu; die hinteren Rumpfwirbel sind im Verhältnis zur Höhe stets niedriger als die vorderen, die vordersten sind besonders kurz und tragen gut ausgebildete Muskelansatzflächen. Dadurch wird die besonders im postcranialen Bereich benötigte große Beweglichkeit erreicht. Jungtiere besitzen im Verhältnis kürzere Wirbel als Adulte, auch ist deren Verknöcherungsgrad geringer (TEEGE, 1959). Wirbelquerfortsätze (Parapophyse u. Diapophyse) ausgeprägt, im hinteren Rumpfbereich ist meist nur eine Parapophyse vorhanden (Abb. 2, mitte)

==> Rumpf- oder Praesacralwirbel (RW)

- Wirbel kurz, schmal und im Habitus eckig, in abnehmender Größe vorhanden, Querfortsätze fehlen (können bei den vordersten Schwanzwirbeln ansatzweise noch vorhanden sein), Zapfen- oder Leistenbildungen möglich; siehe Abb. 2, rechts

  ==> Schwanzwirbel (SW)

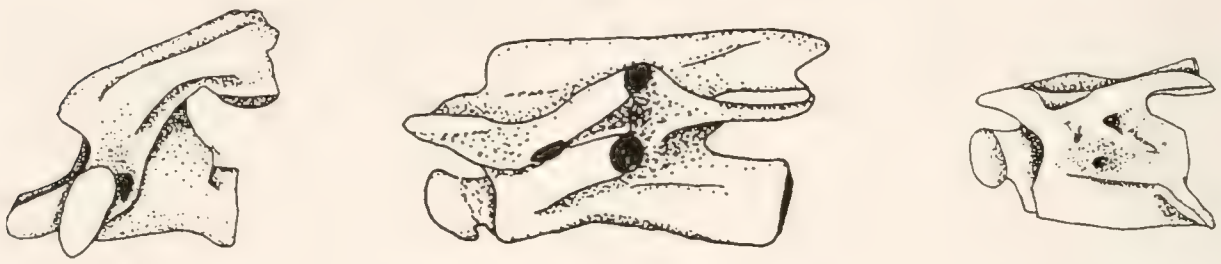


Abb. 2: Wirbeltypen am Urodelenskelett; links: Halswirbel (Atlas), mitte: Praesacralwirbel, rechts: Schwanzwirbel

Zur weiteren taxonomischen Bearbeitung eignen sich besonders der Atlas sowie gut-erhaltene Praesacralwirbel. Voraussetzung für die Determination ist ist eine möglichst unbeschädigte Neuralcrista.

2. Form der Rumpfwirbel hülsenförmig, bikonkav, evtl. mit sanduhrförmigen Einschnürungen auf der Ventralseite (siehe Abb. 3, links), kein Gelenkkopf ausgebildet (amphicoeler Wirbel, Abb. 3, rechts)

   ==> Proteidae

- Wirbelkörper besitzt cranial einen (knorpeligen) Gelenkkopf, caudal eine entsprechende Gelenkpfanne; Neuralcrista meist gut entwickelt (opisthocoeler Wirbel, Abb. 2, mitte)

  ==> Salamandridae

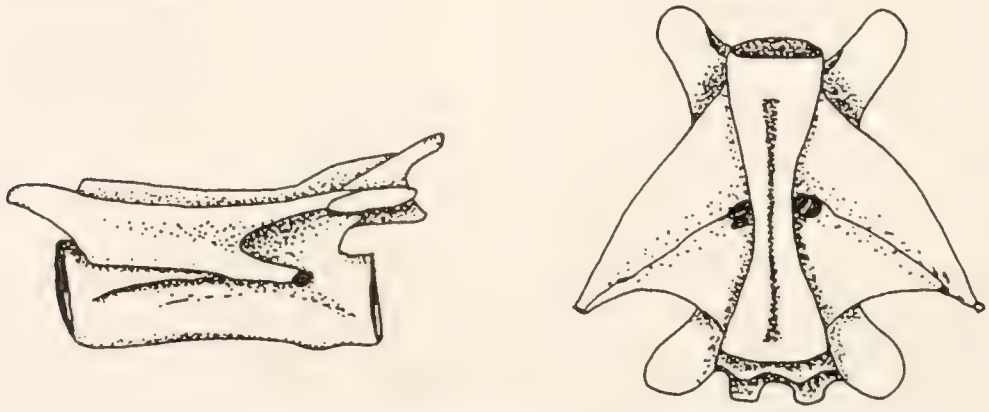


Abb. 3: Amphicoeler Praesacralwirbel *Proteus anguinus* LAURENTI 1786; links: lateral, rechts: ventral, ca. 7,5-fach

Innerhalb der Salamandriden sind unterschiedlichste Ausprägungsstadien des opisthocoelen Wirbels zu finden:

3. HW starker Anstieg des Neuralbogendaches
   ==> 4. *Euproctus, Neurergus, Pleurodeles, Triturus*

- HW Verlauf des Neuralbogendaches fast waagrecht
  ==> 5. *Mertensiella, Salamandra, Salamandrina*

4. RW schwach opisthocoel, Praesacralwirbel kurz und kompakt (hohe Beweglichkeit der Männchen im praesacralen Bereich) hohe, gut ausgeprägte annähernd waagrecht verlaufende Neuralcrista mit Aussparung am cranialen Ende (siehe Abb. 4 l) Wirbelmaße (GL): HW <3 mm; RW: 2,5-3,1 mm
   ==> *Euproctus* (siehe Abb. 4, links)

- wie oben, Wirbel sehr kräftig, GL(HW): >3 mm; GL(RW): 3-5,8 mm
  ==> *Neurergus* (siehe Abb. 2, mitte)

- RW schwach opisthocoel, Wirbel sehr kompakt und groß; dorsal sind Foramina erkennbar, ventral eine sanduhrförmige Einschnürung (Abb. 4, rechts) GL(HW): 4,8-6,4 mm; GL(RW): 4,4-7,4 mm
  ==> *Pleurodeles* (siehe Abb. 4, mitte und 4, rechts)

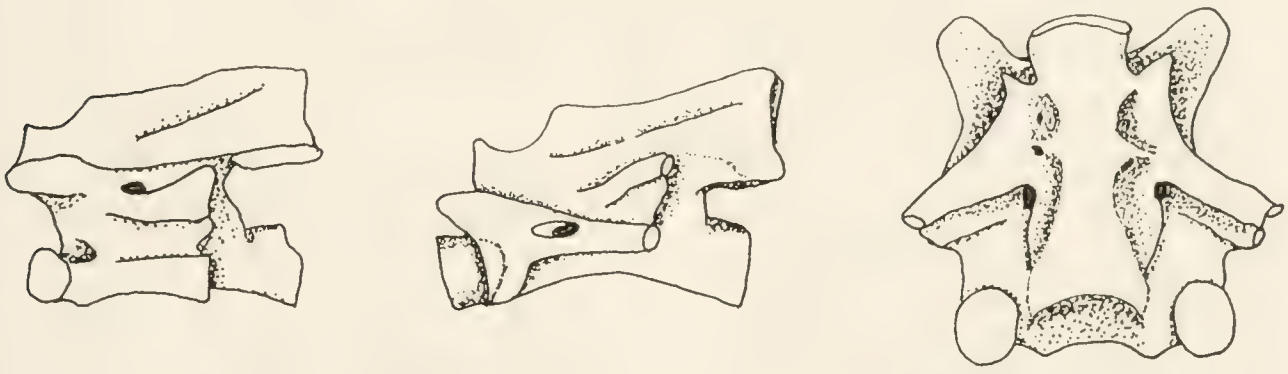


Abb. 4: Praesacralwirbel; links: *Euproctus asper* (Dugès 1852), ca. 10-fach; mitte: *Pleurodeles waltl* Michahelles 1830, lateral; rechts: *P. waltl*, ventral, ca. 6-fach

- Opisthocoelie gut ausgeprägt, Wirbellängen GL(HW): 2,9-4,2 mm; GL(RW): 2,3-5,5 mm, Neuralcrista gut ausgebildet. Die Gattung umfaßt zahlreiche Taxa mit hoher morphologischer Ähnlichkeit. Die osteologische Differenzierung auf Artniveau ist nur mittels Kombination von Wirbel und Schädel- bzw. Extremitätenmaterial möglich
  ==> *Triturus* (siehe Abb. 5)

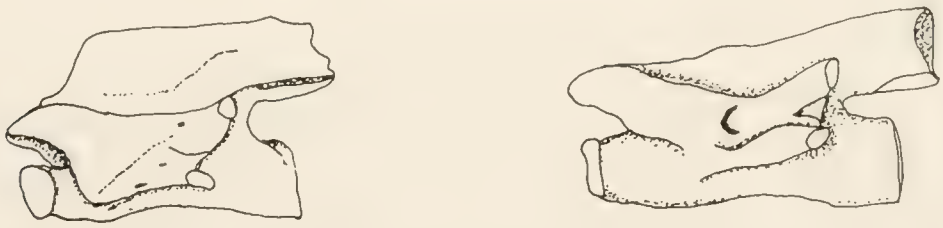


Abb. 5: Praesacralwirbel lateral; links: *Triturus vulgaris* (Linnaeus 1758), ca. 13-fach; rechts: *Triturus cristatus* (Laurenti 1768), ca. 11-fach

5. RW Gelenkkopf deutlich entwickelt, sanduhrförmige Einschnürung an der Ventralseite. Die nicht sehr hohe Neuralcrista setzt etwa über den Querfortsätzen an und verläuft fast waagrecht

   ==> *Mertensiella* (siehe Abb. 6)

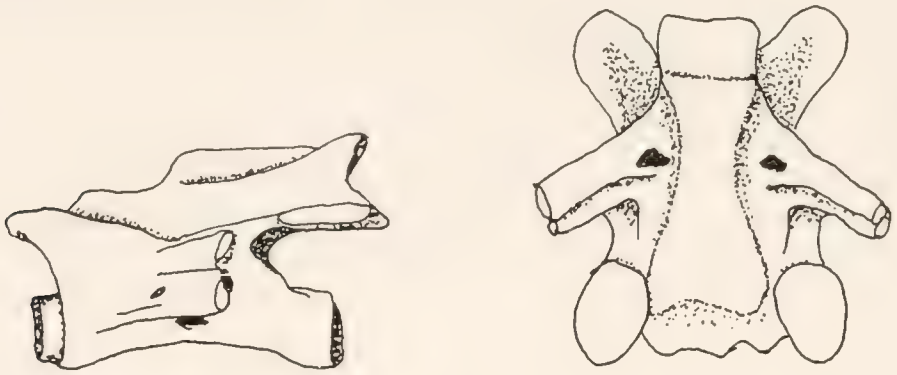


Abb. 6: Praesacralwirbel; links: *Mertensiella luschani* (STEINDACHNER 1891), lateral; rechts: *M. luschani*, ventral, ca. 10-fach

- Gelenkkopf deutlich entwickelt, keine ventralen Einschnürungen, kammartige, plattenförmige Neuralcrista, die sich am caudalen Ende gabelt (Abb. 7, rechts), Wirbel sehr klein; Wirbellängen: GL(HW): 1,9-2,2 mm; GL(RW): 1,7-2,3 mm

  ==> *Salamandrina* = *Salamandrina terdigitata* (siehe Abb. 7)

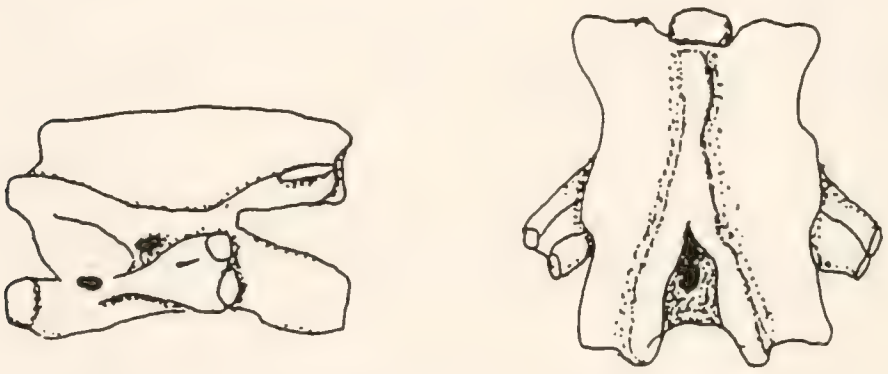


Abb. 7: Praesacralwirbel; links: *Salamandrina terdigitata* LACÉPÈDE 1788; lateral; rechts: *S. terdigitata*, ventral, ca. 16-fach

- Gelenkkopf deutlich abgesetzt, ohne plattenförmige Verbreiterungen der Neuralcrista, Wirbel klein, GL(RW) <3,0 mm, Habitus sehr schlank und langgestreckt, auf der Ventralseite befinden sich auffällig große, paarige Foramina

  ==> *Chioglossa* = *Chioglossa lusitanica* (siehe Abb. 8)

- Gelenkkopf nicht deutlich ausgeprägt (Übergangsstadium von Amphicoelie zu Opistocoelie), Wirbel insgesamt etwas abgeflacht; Wirbellängen: GL(HW): 3,5-4,2 mm; GL(RW): 3,3-4,5 mm

  ==> *Salamandra*

- an der Ventralseite mit sanduhrförmigen Einschnürungen

  ==> *Salamandra atra* (siehe Abb. 9)

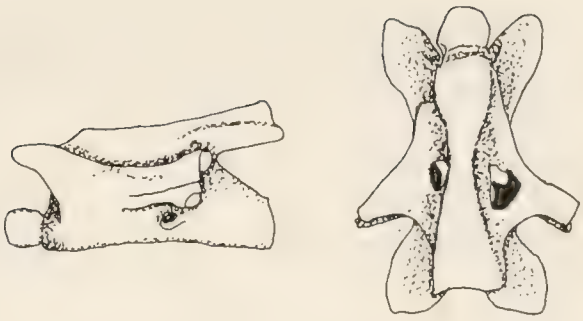


Abb. 8: Praesacralwirbel; links: *Chioglossa lusitanica* BOCAGE 1864, lateral; rechts: *C. lusitanica*, ventral, ca. 10-fach

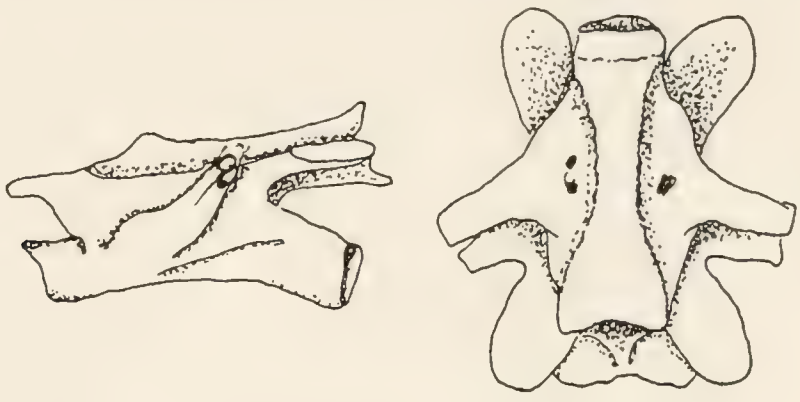


Abb. 9: Praesacralwirbel; links: *Salamandra atra* LAURENTI 1768, lateral; rechts: *S. atra*, ventral, ca. 10-fach

- wie oben, jedoch ohne ventrale Einschnürung, Wirbel etwas größer: (GL)HW: 4,5-6,2 mm; GL(RW): 4,2-6,6 mm
  ==> *Salamandra salamandra* (siehe Abb. 10)

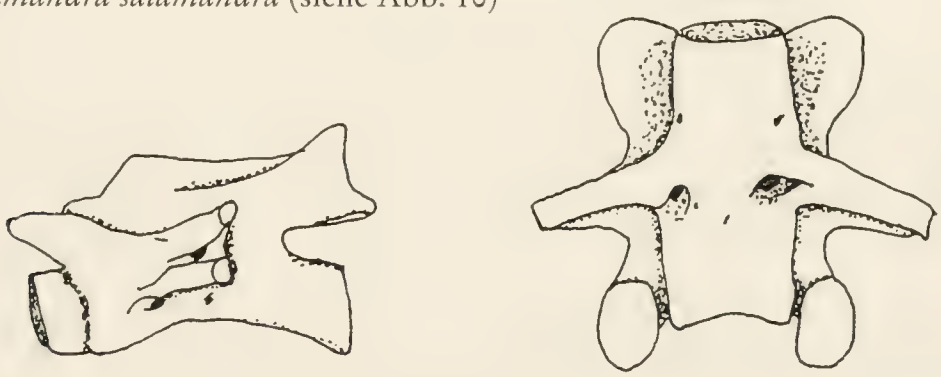


Abb. 10: Praesacralwirbel; links: *Salamandra salamandra* (LINNAEUS 1758), lateral; rechts: *S. salamandra*, ventral, ca. 6-fach

3. Systematik und Beschreibung der bearbeiteten Taxa

3.1 Salamandridae: *Salamandra sansaniensis* LARTET 1851

Die Gattung *Salamandra* ist mit *S. sansaniensis* LARTET 1851 vermutlich seit dem oberen Eozän, sicher aber ab dem unteren Oligozän aus zahlreichen Fundorten Europas belegt (ESTES, 1981). Unter den deutschen Fundstellen sind Herrlingen, Ronheim, Ehingen (mittleres Oligozän), Gussenstadt, Gunzenheim, Gaimersheim (oberes Oligozän), Weisenau, Flörsheim, Grafenmühle 9, Wintershof-Ost, Erkertshofen und Schnaitheim (unteres Miozän) zu nennen (ESTES, 1981).

Neu nachgewiesen werden konnte *S. sansaniensis* von den nachfolgend aufgelisteten Lokalitäten: Möhren 31 und 19 (Unter-Oligozän), Ronheim 1, Möhren 13 (Mittel-Oligozän), Grafenmühle 9 und Erkertshofen 1 (Unter-Miozän):

Lokalität:	Ronheim 1, Mittel-Oligozän
Code:	1967 XVIII 2697
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	RW: 27
Stratigrafie:	MP22 Villebramar
Lokalität:	Möhren 31, Unter-Oligozän
Code:	1983 XV 608
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	RW: 10
Stratigrafie:	MP 21 Soumailles
Lokalität:	Möhren 13, Mittel-Oligozän
Code:	1972 XI 3819-3821
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	RW: 241 z.T. fragmentär,
Stratigrafie:	MP 22 Villebramar
Lokalität:	Möhren 19, Unter-Oligozän
Code:	1974 XXV 1990
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	HW: 3, RW: 12
Stratigrafie:	MP 21 Soumailles
Lokalität:	Grafenmühle 9, Unter-Miozän
Code:	1882 XXVI 1
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	RW: 2
Stratigrafie:	MN 2 Agenium
Lokalität:	Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code:	1962 XIX 4202, 4203
Taxa:	*Salamandra sansaniensis*
Material:	RW: 30
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium

Beschreibung des Materials

Die Wirbel von *S. sansaniensis* sind flach, die Wirbelhöhe der gemessenen Exemplare beträgt 0,9-2,1 mm. Das Neuralbogendach kann leicht konkav verlaufen. Die kräftig gebauten Rückenwirbel sind 3,1-8,0 mm lang, 3,5-6 mm breit und divergieren leicht nach posterior (Tafel 1, 1. Reihe). Das Verhältnis von Wirbellänge zu Wirbelbreite (GL/PB) beträgt für die beiden Halswirbel 0,8 bw. 1,0; für die Rumpfwirbel 1,2-1,4 – mit einer Standardabweichung von σ=0,088 (n=18). Der Quotient aus Wirbellänge und Wirbelhöhe (WL/WH) liegt für die Halswirbel bei 3,0 und 3,7, für die Rumpfwirbel zwischen 2,4 und 4,0; σ=0,435 (Siehe Tab. 1). Die Neuralcrista ist unauffällig, nur ansatzweise ausgeprägt und bleibt stets niedrig. Dagegen sind die fast runden Gelenkköpfe deutlich ausgebildet.

Tab. 1: Wirbelmeßstrecken von *Salamandra sansaniensis*; n(HW)=2; n(RW)=18; GL/PB (RW): x=1,26; σ=0,088; WL/WH (RW): x=3,26; σ=0,435

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Möhren 13	1972 XI 3819-	RW	7.5	5.7	6.3	1.7	1,3	3,7
	3821	RW	7.5	5.8	6.4	1.9	1,2	3,4
		RW	7.2	5.7	5.7	1.9	1,3	3,0
		RW	4.4	3.5	3.6	1.3	1,3	2,8
Möhren 19	1974 XXV 1990	HW	5.8	5.8	6.4	2.1	1,0	3,0
		HW	3.1	3.8	3.3	0.9	0,8	3,7
		RW	8.0	5.9	7.1	1.9	1,4	3,7
		RW	4.4	3.6	3.6	1.0	1,2	3,6
Möhren 31	1983 XV	RW	6.7	5.3	6.2	1.8	1,3	3,4
		RW	5.4	3.9	4.4	1.3	1,4	3,4
		RW	6.6	6.0	5.1	2.1	1,1	2,4
		RW	4.8	4.4	3.4	1.3	1,1	2,6
		RW	4.6	3.5	3.4	1.0	1,3	3,4
		RW	4.8	3.9	3.9	1.3	1,2	3,0
Erkertshofen 1	1962 XIX 4202	RW	7.1	5.2	6.0	1.5	1,4	4,0
		RW	7.3	6.0	6.3	1.9	1,2	3,3
		RW	5.8	4.6	4.8	1.5	1,3	3,2
		RW	6.8	5.2	6.0	1.6	1,3	3,8
		RW	5.2	3.9	3.7	1.5	1,3	2,5
		RW	6.2	5.0	5.0	1.5	1,2	3,3

3.2. Salamandridae: *Chelotriton paradoxus* Pomel 1853

Von *Chelotriton* sind bislang drei Taxa beschrieben; zu diesen zählt *C. robustus* Westphal 1979 aus dem eozänen Messel bei Darmstadt, der aufgrund des starken Ossifikationsgrades eine Extremform darstellt. Dessen Wirbel werden von Westphal, 1980 wie folgt charakterisiert: „Viereckige bis gerundete, sehr breite Neurapophsen-Platten auf dem Processus spinosus. Die Platten benachbarter Wirbel in breitem gegenseitigem Kontakt stehend. Dorsalfläche der Platten mit Grubenskulptur".

Aus dem unteren Miozän (Aquitanian) von Orsberg im Siebengebirge stammt ein komplettes Skelett von *C. ogygius* (Goldfuss 1831) mit unbekanntem Verbleib. Die Merkmalsausprägungen dieses verlorengegangenen Holotypus lassen den eigenen Artstatus zweifelhaft erscheinen. Estes, (1981:76) folgert nach ausführlicher Erörterung des Themas, daß es sich dabei mit größter Wahrscheinlichkeit um einen Vertreter von *C. paradoxus* handelt.

Die dritte und zugleich häufigste Art, *C. paradoxus* Pomel 1853 ist vom mittleren Eozän bis zum oberen Miozän in zahlreichen europäischen Fundstellen vertreten. Aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn liegt ein vollständiges Skelett vor (Hellmund & Bohme, 1987). Die große Ähnlichkeit des Exemplars mit dem verlorengegangenen, von Meyer als *Heliarchon furcillatus* beschriebenen Typusexemplar, wirft die Frage der Synonymie erneut auf. Die von Herre 1949 als *Tischleriella buddenbrocki, T. langi* und *T. remani* beschriebenen Wirbel sind, wie bereits Estes, 1981:72 richtig erkannte, *Chelotriton paradoxus* zuzuordnen. Dasselbe gilt für *Grippiella mohri* Herre 1949.

C. paradoxus wird für die süddeutschen unter-oligozänen Lokalitäten Möhren 19 und Weißenburg 8, aus den mittel-oligozänen Möhren 13 und Ronheim 1 sowie aus den untermiozänen Petersbuch 2 und Erkertshofen 1 beschrieben:

Lokalität:	Ronheim, Mittel-Oligozän
Code:	1967 XVIII 2696
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	RW: 2
Stratigrafie:	MP 22 Villebramar
Lokalität:	Weißenburg 8, Unter-Oligozän
Code:	1966 XXXV 109
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	RW: 1
Stratigrafie:	MP 19 Escamps
Lokalität:	Möhren 13, Mittel-Oligozän
Code:	1972 XI 3816-3818
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	HW: 2, RW: 31, Schädelfragment: 1
Stratigrafie:	MP 22 Villebramar
Lokalität:	Möhren 13, Mittel-Oligozän
Code:	1972 XI 3805-3808
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	HW: 4, RW: 161 SW : 2; 45 Fragmente v. Schädelknochen
Stratigrafie:	MP 22 Villebramar
Lokalität:	Möhren 19, Unter-Oligozän
Code:	1974 XXV 1991-1992
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	RW: 2, HW: 1, Schädelfragment (1 Tympanicum)
Stratigrafie:	MP 21 Soumailles
Lokalität:	Petersbuch 2, Unter-Miozän
Code:	1976 XXII
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	HW: 23, RW: 199
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium
Lokalität:	Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code:	1962 XIX 4204
Taxa:	*Chelotriton paradoxus*
Material:	HW: 6, RW: 38
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium

Beschreibung des Materials

Die Rumpfwirbel von *Chelotriton* sind 3,0-7,8 mm lang (GL) und 2,4-6,6 mm breit (PB); die Halswirbel messen 2,3-4,2 mm Gesamtlänge und 2,5-4,6 mm maximale Postzygapophysenbreite (siehe Tab. 2). Der Quotient aus Gesamtlänge und Postzygapophysenbreite (GL/PB) beträgt beim Halswirbel 0,8-1,0 (n=8), x=0,91; σ=0,093; beim Praesacralwirbel 0,9-1,5 x=1,23; σ=0,139. Der Quotient aus Wirbellänge und -höhe (WL/WH) liegt beim Halswirbel zwischen 2,0 und 2,5 bei einem arithmetischen Mittelwert x von 2,28; die Standardabweichung σ beträgt 0,179. Für die Praesacralwirbel betragen diese Werte 2,4-3,5; x=2,96; σ=0,368 (Siehe Tab. 2).

Tab. 2: Wirbelmeßstrecken von *Chelotriton paradoxus*; n(HW)=8; n(RW)=30;GL/PB (HW): x=9,912, σ=0,093; GL/PB (RW): x=1,23; σ=0,139; WL/WH (HW): x=2,28; σ=0,179; WL/WH (RW): x=2,96; σ=0,368

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Möhren 13	1972 XI 3805-3808	HW	2.3	2.9	2.5	1.0	0,8	2,5
		HW	2.7	2.5	2.7	1.3	1,1	2,1
		RW	3.8	3.0	3.3	1.0	1,3	3,3
		RW	3.2	3.0	3.1	1.3	1,1	2,4
		RW	3.3	2.4	3.0	0.9	1,4	3,3
		RW	3.4	2.6	3.0	1.1	1,3	2,7
		RW	3.4	2.5	3.3	1.3	1,4	2,5
		RW	3.5	2.7	2.9	1.0	1,3	2,9
		RW	3.6	2.9	3.4	1.3	1,2	2,6
		RW	3.3	2.9	3.1	1.3	1,1	2,4
		RW	3.4	2.7	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	3.0	2.6	3.0	1.0	1,2	3,0
Petersbuch 2	1976/XXII	HW	3.4	4.1	3.6	1.7	0,8	2,1
		HW	3.5	4.0	3.5	1.5	0,9	2,3
		HW	4.1	4.4	4.1	1.8	0,9	2,3
		HW	3.9	4.0	3.6	1.8	1,0	2,0
		HW	4.1	4.6	4.3	1.7	0,9	2,5
		HW	4.2	4.6	4.4	1.8	0,9	2,4
		RW	5.4	4.4	5.2	1.6	1,2	3,3
		RW	5.6	4.7	5.7	2.1	1,2	2,7
		RW	6.4	5.5	5.7	1.8	1,2	3,2
		RW	7.1	5.1	6.6	1.8	1,4	3,7
		RW	7.5	4.9	7.0	2.1	1,5	3,3
		RW	7.1	5.5	6.3	1.8	1,3	3,5
		RW	7.8	5.7	6.8	2.2	1,4	3,1
		RW	7.8	6.6	7.3	2.4	1,2	3,0
		RW	7.2	6.6	5.9	2.1	1,1	2,8
		RW	8.0	6.3	7.4	2.1	1,3	3,5
		RW	5.8	4.4	5.4	1.7	1,3	3,2
		RW	6.8	5.1	5.9	1.9	1,3	3,1
		RW	6.8	5.1	6.2	1.8	1,3	3,4
		RW	5.8	4.8	4.9	1.7	1,2	2,9
		RW	4.1	4.4	4.0	1.6	0,9	2,5
		RW	5.8	4.3	5.0	1.5	1,3	3,3
		RW	4.4	3.9	4.7	1.6	1,1	2,9
		RW	4.8	4.7	4.4	1.8	1,0	2,4
		RW	4.7	4.6	4.3	1.6	1,0	2,7
		RW	4.2	4.1	4.0	1.5	1,0	2,7

Die Wirbel sind kräftig gebaut und deutlich opisthocoel, mit gut entwickeltem Wirbelkopf. Sie sind gekennzeichnet durch einen hohen Verknöcherungsgrad und die hohe, gerade verlaufende Neuralchrista, die sich zum posterioren Ende gabelförmig verbreitert (Tafel 1, Reihe 2). Die Knochenplatte kann nach caudal dreieckig oder leicht herzförmig verbreitert sein. Die Neuralcrista trägt an ihrem distalen Ende stark verbreiterte, für *Chelotriton* charakteristische rugose Knochenplatten.

Die Oberflächenbeschaffenheit dieser Neurapophysenplatten kann pustulös, stoppelig, noppenartig oder fast stachelig sein; ihr Habitus hängt stark vom Erhaltungszustand der Wirbel ab. Parapophyse und Diapophyse sind kräftig entwickelt und durch eine Knochenlamelle miteinander verbunden.

Die Funde aus Erkertshofen sind größer und kräftiger, als die Wirbel aus Möhren und besitzen eine sehr starke Skulptur auf den Neurapophysenplatten, die an *C. robustus* denken läßt. Bei den *C. paradoxus*-Wirbeln aus Möhren 13 (MH1) sind von stark rugos bis fast glatt alle Übergangsstadien vertreten. Leider sind bei den Fragmenten aus Erkertshofen keine Extremitäten - oder Schädelelemente erhalten, die wesentlich zur systematischen Zuordnung beitragen könnten. Westphal, 1980 erwähnt Skulpturen auf den Extremitätenknochen als Charakteristikum für *C. robustus*. Die Wirbel von Erkertshofen 1 werden daher *C. paradoxus* zugeordnet.

Das Material von Wintershof-West, bereits 1896 von Herre als *Tischleriella buddenbrocki* beschrieben, wurde 1974 von Estes als *Chelotriton* zugehörig erkannt. Dasselbe gilt für *Tischleriella langi*. Aufgrund des mittlerweile vorliegenden, wesentlich reichhaltigeren Materials konnte nachgewiesen werden, daß beide „Arten" innerhalb der morphologischen Variationsbreite von *C. paradoxus* liegen und somit diesem als synonym anzusehen sind (Estes, 1981:74).

3.3 Salamandridae: *Triturus vulgaris*-Gruppe Linnaeus 1758

Aufgrund der vergleichsweise hohen Artendiversität und der großen morphologischen Ähnlichkeiten sind einige rezente *Triturus*-Arten nur anhand der Skelette differenzierbar, insbesondere der Erhaltungsgrad des Schädels ist dabei von großer Bedeutung. Umso schwieriger ist eine sichere Diagnose fossilen Materials, von dem meist, wie auch in vorliegendem Fall, nur isolierte Fragmente vorliegen. Mittels Wirbelgröße und kombinierter Merkmalsausprägungen von Wirbellänge/-höhe sowie Höhe und Form der Neuralcrista können diese der *Triturus-vulgaris*-Gruppe zugeordnet werden. Neben *T. vulgaris* werden auch *T. boscai* und *T. helveticus* zu dieser Gruppe gerechnet. Rezent existieren in Mitteleuropa nur *T. helveticus* und *T. vulgaris*, das Vorkommen des letzteren wird aus dem oberen Pleistozän von Posede, Neubrandenburg erwähnt (Böhme, 1983). Von den beiden anderen *Triturus*-Arten sind meines Wissens keine tertiären Nachweise aus Mitteleuropa bekannt.

Lokalität:	Möhren 13, Mittel-Oligozän
Code:	1972 XI 3810-3815
Taxa:	*Triturus-vulgaris*-group, *T. ?vulgaris*
Material:	HW: 2 RW: 73, z.T. fragmentär
Stratigrafie:	MP 22 Villebramar
Lokalität:	Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code:	1962 XIX 4204
Taxa:	*Triturus-vulgaris*-group, *Triturus ?vulgaris*
Material:	RW: 23
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium
Lokalität:	Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code:	1962 XIX 4206
Taxa:	*Triturus sp.*
Material:	1 Maxillare, fragmentär m. Zahnbasen
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium

Beschreibung des Materials

Aus Möhren 13 und Erkertshofen 1 stammen Rückenwirbel, die aufgrund der Wirbelgröße (WL:2,7-3,6 mm; PB:1,9-3,0 mm; GL/PB=1,1-1,4; x=1,29; σ=0,151; WL/WH=2,9-4,1 x=3,54 σ=0,348), der hohen Neuralcrista und der gut ausgeprägten Gelenkköpfe eindeutig der Gattung *Triturus* zugeordnet werden können (siehe Tab. 3). Die relativ kurze, kompakte Form der Wirbel und die auf der Ventralseite sehr stark ausgeprägten Foramina des Materials aus Erkertshofen (BSP 1962 XIX 4205) deuten auf *T. vulgaris* (Linnaeus 1758) hin (Tafel 1, Reihe 3 u. 4). Die Vermessung der nur wenigen, gut erhaltenen Wirbel aus Möhren 13 und Erkertshofen 1 (n=9) erbrachte jedoch keinen Befund, der eine sichere taxonomische Einordnung zuläßt.

Tab. 3: Wirbelmeßstrecken von *Triturus ?vulgaris*; n=9; GL/PB (RW): x=1,29; σ=0,151; WL/WH (RW): x=3,54; σ=0,348

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Möhren 13	1972 XI 3810-	RW	3.5	2.6	3.3	0.9	1,3	3,7
	3815	RW	3.0	1.9	2.6	0.8	1,6	3,3
		RW	3.2	2.7	3.1	0.9	1,2	3,4
		RW	3.2	3.0	2.9	1.0	1,1	2,9
		RW	3.5	2.7	3.0	0.9	1,3	3,3
		RW	2.7	2.5	2.7	0.7	1,1	3,9
Erkertshofen 1	1962 XIX	RW	3.2	2.3	3.1	0.9	1,4	3,4
	4206	RW	3.6	2.7	3.4	0.9	1,3	3,8
		RW	3.4	2.6	2.9	0.7	1,3	4,1

Die Wirbel von rezenten *T. vulgaris* ähneln in Form und Größe sehr stark denen von *T. boscai* und *T. helveticus*; genannte Taxa werden daher üblicherweise zur *Triturus-vulgaris*-Gruppe zusammengefaßt. Deren sichere osteologische Unterscheidung ist nur in Kombination von Schädeln und Wirbeln gemeinsam möglich (siehe Haller-Probst & Schleich, 1994). Da *T. boscai* rezent jedoch nur auf der Iberischen Halbinsel verbreitet ist und keine jungtertiären Nachweise aus Deutschland beschrieben sind, handelt es sich bei dem genannten Material mit einiger Wahrscheinlichkeit um *T. vulgaris*.

3.4 Salamandridae: *Chioglossa meini* Estes & Hoffstetter 1976

Das Verbreitungsgebiet der Gattung mit der einzigen Art *C. lusitanica* Bocage 1864 ist rezent auf Teile Portugals und Nordwestspaniens beschränkt (Frost, 1985; Rimpp, 1978). Fossil ist die Gattung bisher mit *C. meini* Estes & Hoffstetter 1976 aus dem oberen Oligozän von Gaimersheim und aus dem mittleren Miozän von La Grive-Saint-Alban, Frankreich, beschrieben. Nach Estes (1981) handelt es sich bei *C. meini* um eine klassische „low density species", die zwar in geringer Anzahl von Exemplaren, jedoch verhältnismäßig weit verbreitet war.

Anhand des vorliegenden Wirbelmaterials konnte *C. meini* aus Erkertshofen 1 nachgewiesen werden.

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code: 1962 XIX 4207
Taxa: *Chioglossa meini*
Material: RW: 9, SW: 1
Stratigrafie: MN 4 Orleanium

Beschreibung des Materials

Die Wirbel von *Chioglossa* sind klein, zierlich und deutlich langgestreckt. (Tafel 1, Reihe 5). Die Gesamtlängen (GL) des bearbeiteten Materials betragen 2,6-3,2 mm, die maximalen Postzygapophysenbreiten (PB) 1,0-1,8 mm. Der Quotient aus Gesamtlänge und Postzygapophysenbreite (GL/PB) beträgt beim Praesacralwirbel 1,6-2,9 x=1,91; σ=0,208. Der Quotient aus Wirbellänge und -höhe (WL/WH) variiert relativ stark, zwischen 3,1 und 4,0 bei einem arithmetischen Mittelwert x von 3,59; n=5; entsprechend ist die Standardabweichung vergleichsweise hoch: σ=0,406 (siehe Tab. 4). Vom genannten Material waren nur fünf Wirbel soweit unversehrt, daß sie für Messungen in Frage kamen. Aufgrund dieses geringen Materialumfanges sind die statistischen Aussagen mit entsprechendem Vorbehalt zu betrachten, da nicht unbedingt repräsentativ.

Die langen, zipfelförmigen Praegygapophysen bilden zusammen ein V und lassen den darunterliegenden Gelenkkopf auch von dorsal sichtbar werden. Dieser ist gut ausgeprägt, deutlich abgesetzt und kann je nach Erhaltungszustand von eckiger bis fast kugelförmiger Gestalt sein. Die Neuralcrista verläuft gerade und steigt von anterior nach posterior nur mäßig an. Auf der Ventralseite sind zwei deutlich ausgeprägte, große Foramina sichtbar.

Vergleichende Messungen an der morphologisch überaus ähnlichen, rezenten Form, *C. lusitanica* erbrachten Wirbellängen (n=9) von 2,4-2,9 mm und -breiten von 1,1-1,5 mm. Die Länge des Wirbelkörpers beträgt 2,2-2,6 mm, dessen Höhe 0,6-0,7 mm. Der Quotient GL/PB liegt zwischen 1,7 und 2,4; x= 1,91; σ=0,208. WL/WH reicht von 3,6 bis 4,3, mit σ=0,333; x=3,96.

Tab. 4: Wirbelmeßstrecken von *Chioglossa meini* (n=5) GL/PB: x=1,93; σ=0,489; WL/WH: x=3,59; σ=0,406 und *C. lusitanica* (n=9) GL/PB: x=1,91; σ=0,208; WL/WH: x=3,96; σ=0,333

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Erkertshofen 1	1962 XIX 4207	RW	2.9	1.0	2.6	0.8	2,9	3,3
		RW	3.2	1.8	2.5	0.7	1,8	3,6
		RW	3.0	1.7	2.2	0.7	1,8	3,1
		RW	2.6	1.6	2.4	0.6	1,6	4,0
		RW	2.6	1.6	2.4	0.6	1,6	4,0
C. lusitanica		RW	2.6	1.5	2.4	0.6	1,7	4,0
		RW	2.4	1.4	2.3	0.6	1,7	3,8
		RW	2.6	1.1	2.2	0.6	2,4	3,7
		RW	2.7	1.3	2.4	0.7	2,1	3,4
		RW	2.7	1.4	2.6	0.6	1,9	4,3
		RW	2.7	1.4	2.6	0.6	1,9	4,3
		RW	2.7	1.5	2.5	0.6	1,8	4,2
		RW	2.7	1.5	2.6	0.6	1,8	4,3
		RW	2.9	1.5	2.5	0.7	1,9	3,6

3.5 Proteidae: *Mioproteus caucasicus* Estes & Darevsky 1975

Bisher ist *Mioproteus* der einzige, aus dem Miozän Europas nachgewiesene Vertreter der Proteidae. Eine zweite Art, *Mioproteus wezei*, ist aus dem oberen Pliozän Polens beschrieben (Mlynarski et al., 1984). *M. caucasicus* wurde ursprünglich aus der Kaukasus-Region Rußlands sowie Ost-Kazakhstans bekannt (Estes & Darevsky, 1978) und konnte in jüngerer Zeit auch für mehrere deutsche Fundstellen nachgewiesen werden; dazu zählen Ambach, Dieshof, Hitzhofen, Oggenhof und Unterhausen (Estes & Schleich, 1994; Schleich, 1985). Die Liste der süddeutschen Fundorte kann hiermit um die Lokalität Erkertshofen 1 erweitert werden:

Lokalität:	Erkertshofen 1, Unter-Miozän
Code:	1962 XIX 4208
Taxa:	*Mioproteus caucasicus*
Material:	RW: 27 HW: 1
Stratigrafie:	MN 4 Orleanium

Beschreibung des Materials

Die kräftigen Wirbel von *Mioproteus* sind deutlich amphicoel, mit teilweise erhaltenen, scheibenförmigen Verknöcherungen am caudalen Cotylus (Tafel 1, Reihe 5). Die Wirbelmaße des untersuchten Materials aus Erkertshofen 1 (n=9 RW) betragen 2,2 bis 4,6 mm GL und 2,2-3,4 mm PB; der Quotient GL/PB beträgt 1,2-1,5; x=1,31; σ=0,087; Die Länge des Wirbelkörpers beträgt 2,1-3,3 mm, die Höhe desselben 0,9-1,5 mm WL/WH=2,2-3,0 x=2,61; σ=0,256 (siehe Tab. 5). Der Wirbelkörper weist von lateral betrachtet eine deutlich konkave Wölbung auf, während er bei *Proteus* ganz gerade verläuft.

Die Maße des Materials aus Erkertshofen 1 (MN 4 Orleanium) liegen deutlich niedriger als Vergleichswerte aus Oggenhof (MN 6), Dieshof (MN 6), Unterhausen (MN 5-6), Ambach (MN 5) und Hitzhofen (MN 5), deren Wirbelkörper 2,8-8,0 mm messen (siehe Estes & Schleich, 1994). Ob es sich bei dem Material aus Erkertshofen um ein subadultes Exemplar handelt oder ob die unterschiedlichen Meßwerte durch das höhere Alter der Erkertshofener Wirbel bedingt sind, kann aufgrund des geringen Materialumfanges nicht entschieden werden (siehe 5.).

Tab. 5: Wirbelmeßstecken von *Mioproteus caucasicus* n(RW)=9; GL/PB (RW): x=1,31; σ=0,087; WL/WH(RW): x=2,61; σ=0,256

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Erkertshofen	1962 XIX 4208	HW	2.2	2.2	2.1	1.0	1,0	2,1
		RW	3.9	3.0	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	4.0	2.7	2.5	1.0	1,5	2,5
		RW	3.1	2.3	2.5	0.9	1,3	2,8
		RW	3.4	2.6	3.0	1.0	1,3	3,0
		RW	3.1	2.5	2.7	0.9	1,2	3,0
		RW	3.5	2.6	2.6	1.0	1,3	2,6
		RW	3.8	2.9	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	3.4	2.9	3.3	1.4	1,2	2,4
		RW	4.6	3.4	3.3	1.5	1,4	2,2

4. Übersicht der bearbeiteten Lokalitäten und Taxa

In der untenstehenden Tabelle 6 sind alle bearbeiteten süddeutschen Lokalitäten und Taxa chronologisch aufgelistet.

Tab. 6: Übersicht der bearbeiteten süddeutschen Lokalitäten und Taxa

Lokalität	Taxa	Code
Möhren 19, Unter-Oligozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1974 XXV 1990
	Chelotriton paradoxus,	BSP 1974 XXV 1991-1992
Möhren 31, Unter-Oligozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1983 XV 608
Weißenburg 8, Unter-Oligozän	*Chelotriton paradoxus*	BSP 1966 XXXV 109
Möhren 13, Mittel-Oligozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1972 XI 3819-382
	Chelotriton, paradoxus,	BSP 1972 XI 3805-3808 u. 3816-3818
	Triturus-vulgaris-group	BSP 1972 XI 3810-3815
Ronheim 1, Mittel-Oligozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1967 XVIII 2697
	Chelotriton paradoxus,	BSP 1967 XVIII 2696
Grafenmühle 9, Unter-Miozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1982 XXVI 1
Erkertshofen 1, Unter-Miozän	*Salamandra sansaniensis*	BSP 1962 XIX 4202, 4203
	Chelotriton paradoxus	BSP 1962 XIX 4204
	Triturus-vulgaris-group	BSP 1962 XIX 4205, 4206
	Chioglossa meini	BSP 1962 XIX 4207
	Mioproteus caucasicus	BSP 1962 XIX 4208
Petersbuch 2, Unter-Miozän	*Chelotriton paradoxus*	BSP 1976XXII

5. Diskussion

Fossilfunde können oft nur ein unvollständiges Bild früherer Lebensgemeinschaften vermitteln. Häufig stehen, wie auch im vorliegenden Fall, nur Teile des Skelettes zur Verfügung, während serologische oder ethologische Merkmale nicht herangezogen werden können. Dennoch ist es unter geeigneten Voraussetzungen möglich, aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten. Dazu gehören zum einen das Vorhandensein möglichst vieler und vollständiger Skelettelemente, die einen umfangreichen Materialvergleich verschiedener Fundorte erlauben. Zum anderen ist der Vergleich mit rezentem Material von hoher Bedeutung – und für die Erlangung vertiefender Erkenntnisse unverzichtbar.

Die europäische Herpetofauna hat sich in ihren Grundzügen im Verlauf des Tertiärs herausgebildet (siehe Tab. 7); im oberen Pliozän sind bereits alle validen Gattungen nachweisbar (Böhme, 1991). Es ist bisher nicht möglich das Verschwinden einiger Gattungen aus Mitteleuropa genau zu datieren. Während *Chelotriton* nur bis zum Miozän belegt ist, existieren *Mertensiella, Tylototriton, Salamandrina*, und *Pleurodeles* auch heute noch in wärmeren Gebieten der Erde. Die hohen morphologischen und auch osteologischen Ähnlichkeiten zwischen *Chelotriton* einerseits sowie *Tylototriton* und *Pleurodeles* andererseits, deuten darauf hin, daß sich diese aus einer gemeinsamen Stammform entwickelt haben.

Für die Entwicklung der Artendiversität im Känozoikum Europas spielte das Klima eine wesentliche Rolle (s. Abb. 11). Neben den Temperaturen sind für die Urodelen die hygrischen

Tab. 7: Vorkommen der Caudata im Känozoikum Deutschlands; ergänzt nach Estes (1981)

	Salamandridae	Dicampto-dontidae	Batracho-sauridae	Proteidae	Cryptobran-chidae
Pleistozän	*Salamandra* *Triturus*			*Proteus*	
Pliozän	*Salamandra* *Triturus*				
Miozän	*Salamandra* *Chioglossa* *Chelotriton* *Mertensiella* *Triturus*				*Orthophyiarias* *Mioproteus*
Oligozän	*Brachycormus* *Salamandra* *Chioglossa* *Chelotriton* *Triturus* *Palaeopleurodeles*				
Eozän	*Salamandra* *Chelotriton* *Tylototriton*		*Paleoproteus*		
Paleozän		*Geyeriella* *Wolterstorfiella*			

Verhältnisse von hoher Bedeutung. Im Gegensatz zu den Anuren sind sie aufgrund ihres ungünstigen Oberflächen/Volumen-Quotienten hoher Austrocknungsgefahr ausgesetzt und in ariden Klimaten nicht überlebensfähig.

Ein vergleichbares Phänomen ist bei den Schlangen zu beobachten, einer Tiergruppe, die ebenfalls eine extrem große Oberfläche im Verhältnis zum Körpervolumen besitzt und daher im Vergleich mit anderen Reptiliengruppen relativ temperaturabhängig sind; so ist bei den meisten oligozänen Schlangen Deutschlands eine Verzwergung sowie eine Reihe von Anpassungen an grabende oder wühlende Lebensweise zu beobachten (Szyndlar & Böhme, 1993).

Während die Jahresmitteltemperatur in Mitteleuropa zu Beginn des Oligozäns mit ca. 20°C noch tropischen Verhältnissen entsprach, sank diese bis ins mittlere Oligozän drastisch, auf ca. 14°C ab. Ein erneuter Temperaturanstieg erreichte vor ca. 27 Mio. Jahren einen erneuten klimatischen Höhepunkt mit ca. 17°C Jahresmitteltemperatur (siehe Abb. 11). Am Übergang vom Oligozän zum Miozän sank die Temperaturkurve vor ca. 20 Millionen Jahren auf ca. 13°C im unteren Miozän ab und dürfte gerade noch einem mediterranen Klimatyp entsprochen haben. Daran anschließend setzte ein erneuter Temperaturanstieg ein, der vor ca. 17 Mio. Jahren seinen Höhepunkt bei etwa 16°C und feuchteren Verhältnissen im unteren Miozän erreichte, bevor im mittleren Miozän vor ca. 13 Mio. Jahren ein drastischer Temperaturabfall auf etwa 11°C einsetzte. Dieser Temperaturverlauf spiegelt sich in der Dynamik der Artendiversität und im Längenwachstum zahlreicher Reptilienarten wider (Haller-Probst, 1997).

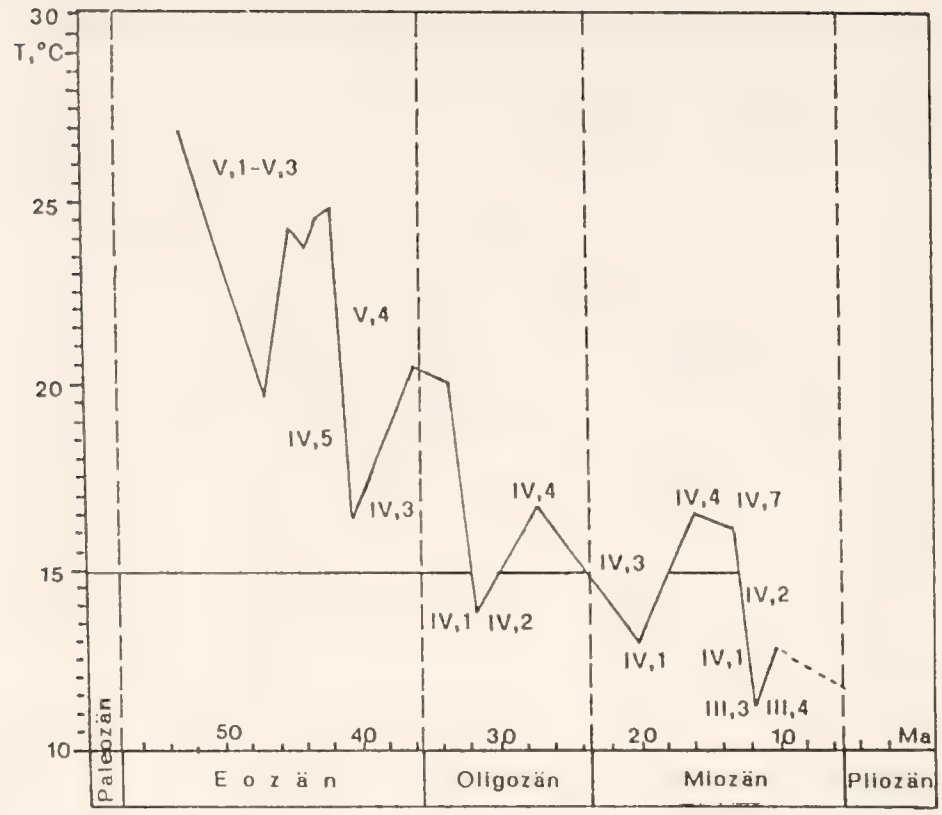


Abb. 11: Hypothetische Klimakurve der Jahresmitteltemperaturen mit Subklimaten für das Tertiär Mitteleuropas, sensu WOLFE (1994); Klimazonen: III,3 und III,4 = kühlgemäßigt) IV,1–IV,7 = subtropisch; V,1–V,4 = tropisch

Auch am untersuchten Urodelenmaterial werden ansatzweise Korrelationen zwischen Klimaverlauf und Größenwachstum sichtbar. So ist beispielsweise das Wirbelmaterial von *Chelotriton paradoxus* aus Petersbuch 2 und Erkertshofen 1, das jeweils altersmäßig mit dem untermiozänen Temperaturhoch korreliert, durchschnittlich 6,2 mm lang und damit 45% länger als die aus der mitteloligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 stammenden Wirbel mit einer duchschnittlichen Länge von 3,4 mm. Das Alter der letztgenannten korreliert dagegen mit dem oligozänen Temperaturtief.

Vergleichbares ist bei *Mioproteus* erkennbar: das ältere Material stammt aus Erkertshofen (MN 4) und dürfte der Phase des Temperaturwiederanstiegs nach genanntem Tiefstand zu Beginn des Miozäns entstammen. Der Maximallänge der Rückenwirbel von 4,8 mm steht die mit 8,0 mm fast doppelte Länge des Materials aus den jüngeren Schichten MN 5 und MN 6 gegenüber (vgl. ESTES & SCHLEICH, 1994). Letztere stammen aus der wärmeren Phase gegen Mitte des Miozäns. Allerdings könnte es sich bei dem Material aus Erkertshofen auch um ein subadultes Tier gehandelt haben; dies kann – wie auch beim restlichen Material – aufgrund des geringen Materialumfangs nicht ausgeschlossen werden. Subadulte Tiere zeichnen sich generell neben der vergleichsweise geringeren Größe durch weniger prominent ausgebildete Gelenkköpfe und weniger stark ossifizierte Wirbel aus; da fossiles Material oft beschädigt oder fragmentär vorliegt, bleibt diese Differenzierung problematisch.

6. Literatur

Böhme, G. (1991): Kontinuität und Wandel känozoischer Herpetofaunen Mitteleuropas. – Mitt. Zool. Mus. Berl.,**1**: 85–95; Berlin.

Böhme, G. (1983): Skelettreste von Amphibien (Urodela, Salienta) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin.– Wiss. Z. Humboldt-Univ., **32**(6): 657–680; Berlin.

Estes, R. (1981): Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 2 Gymnophiona, Caudata. – 115 S. , Stuttgart, New York, G. Fischer-Verl.

Estes, R. & Darevski, I. (1978): Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, U.S.S.R.- Journ. Palaeont. Soc. India (Orlov. Mem. Vol.) **20**: 164–169.

Estes, R. & H. H. Schleich (1994): New Material of *Mioproteus caucasicus* Estes & Darevsky from South German Localities. Cour. Forsch-Inst. Senckenberg, **173**: 7–21; Frankfurt a.M.

Frost, D. R. (ed.)(1985): Amphibian Species of the World: 553–618; Kansas, Allen Press Inc.

Haller-Probst, M. (1997): Die Verbreitung der Reptilien in den Klimazonen der Erde – unter Berücksichtigung känozoischer Vorkommen Europas. – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg **203**; Frankfurt a. M., im Druck.

Haller-Probst, M. & H. H. Schleich (1994): Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **173**: 23–77; Frankfurt a.M.

Hellmund, M. & W. Böhme (1987): Zweiter Fund eines vollständigen Exemplares von *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853 aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn. – Salamandra, **23**(2/3): 142–152; Bonn.

Mlynarski, M., Szyndlar, Z., Estes, R. & B. Sanchiz, (1984): Amphibians and reptiles from the pliocene locality of Weze II near Dzialosyn (Poland). – Acta Palaeontologica Polonica, **29**(3/4): 209–226; Warszawa.

Rimpp, K. (1978): Salamander und Molche. – 205 S. Stuttgart, Ulmer.

Schleich, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien I. Süddeutschland. – Münchner Geowiss. Abh., A (**4**): 67–149; München.

Szyndlar, Z. & W. Böhme (1993): Die fossilen Schlangen Deutschlands: Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung.– Mertensiella, **3**: 381–431; Bonn.

Teege, M. J. (1959): Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel. – Z. wiss. Zool., **160**: 95–163; Leipzig.

Westphal, F. (1980): *Chelotriton robustus* n.sp., ein Salamandridae aus dem Eozän der Grube Messel bei Darmstadt. – Senck. leth., **60**(4/6): 475–487; Frankfurt a.M.

Wolfe, J. A. (1994): Tertiary Climatic Changes at Middle Latitudes of Western North America. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **108**: 195–205; Amsterdam.

Tafelerläuterung

Tafel 1

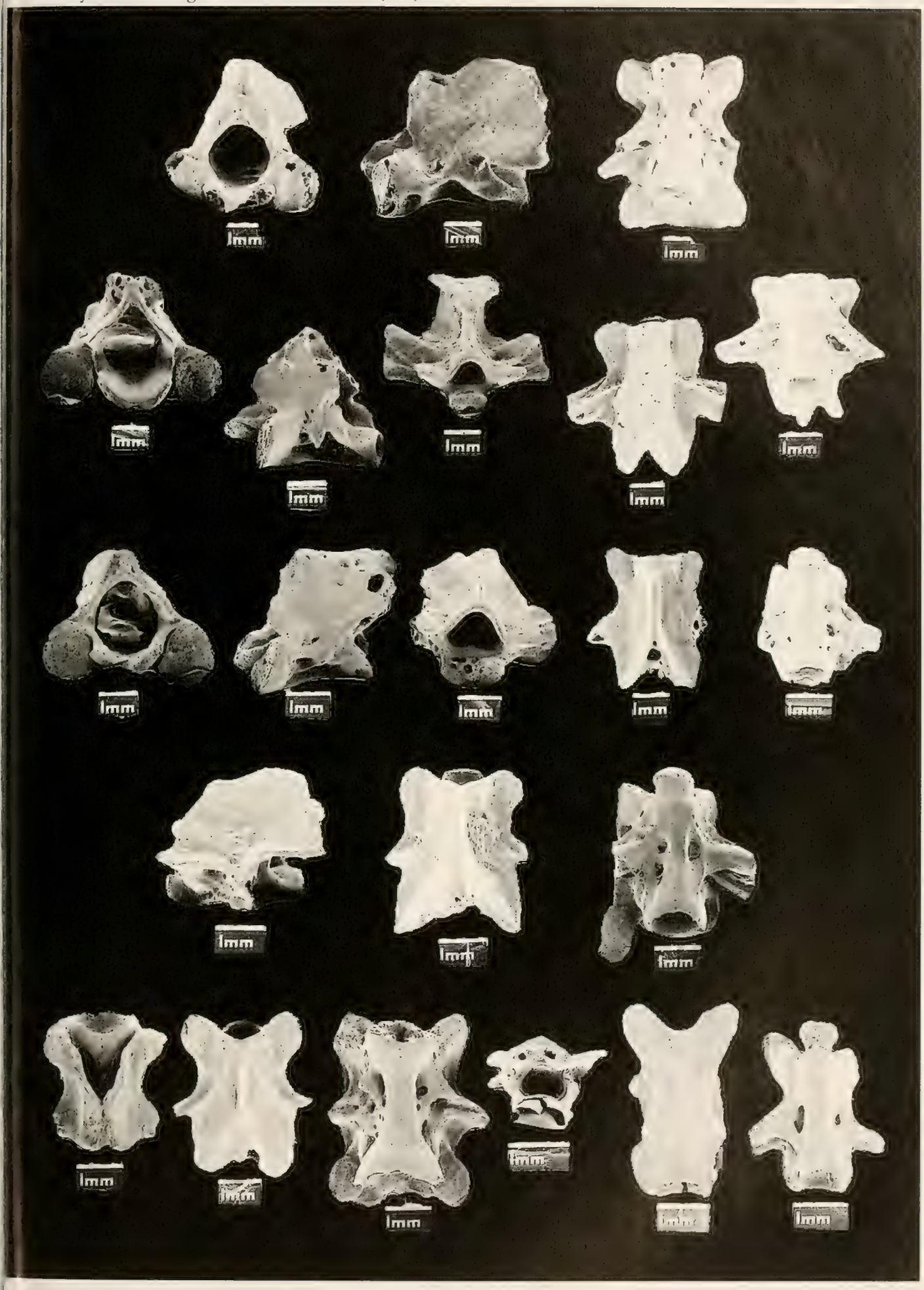
1. Reihe: Salamandridae: *Salamandra sansaniensis* LARTET 1851 BSP 1962 XIX 4202
von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel ventral

2. Reihe: Salamandridae: *Chelotriton paradoxus* POMEL 1853 BSP 1972 XI 3805-3808
von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel cranial, P. dorsal, P. ventral

3. Reihe: Salamandridae: *Triturus-vulgaris*-Gruppe LINNAEUS 1758, *T. ?vulgaris* (LATASTE 1879) BSP1972 XI 3810-3815
von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel cranial, P. dorsal, P. ventral

4. Reihe: Salamandridae: *Triturus-vulgaris*-Gruppe LINNAEUS 1758, *T. ?vulgaris* (LINNAEUS 1758) BSP 1962 XIX 4205
von links nach rechts: Praesacralwirbel lateral, P. dorsal, P. ventral

5. Reihe: von links nach rechts: Proteidae: *Mioproteus caucasicus* ESTES & DAREVSKY 1975 BSP 1962 XIX 4208: Atlas dorsal, Praesacralwirbel dorsal, P. ventral; Salamandridae: *Chioglossa meini* ESTES & HOFFSTETTER 1976 BSP 1962 XIX 4207:, Praesacralwirbel cranial, P. dorsal, P. ventral



Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	75–93	München, 15. 12. 1997

Mixocricetodon dehmi n. gen., n. sp., ein neuer Cricetide (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittelmiozän von Süddeutschland

Von Michael Rummel*)

Mit 3 Tabellen, 6 Diagrammen und 1 Tafel

Kurzfassung

Aus drei mittelmiozänen Spaltenfüllungen bei Petersbuch (Fränkische Alb) und von drei Molassefundstellen wird ein neuer Cricetide beschrieben. Die Variabilität der Merkmalsausbildung wird dargestellt und eine morphologische Abgrenzung gegenüber relevanten Cricetodontini gegeben. Es wird kurz auf die besondere paläoökologische Situation der Karstfundstellen hingewiesen.

Abstract

A new genus of Cricetodontini from three Middle Miocene fissure fillings near Petersbuch (Fränkische Alb) and three sites of the Bavarian Molasse is described. The variability of features and a delimitation against relevant Cricetodontini is given. The especial situation of the sites is shortly reminded.

Einleitung

Das erstmalige Auffinden eines Karstsystems aus dem Mittelmiozän (MN 5, MN 6) der Fränkischen Alb und dessen Ausbeutung ergab eine umfangreiche Groß- und Kleinsäugerfauna. Die gleichalten Füllungen Petersbuch 39 und Petersbuch 31 „Liegendes" (MN 6) lieferten, bei unterschiedlichem Füllmaterial und verschiedener Faunenzusammensetzung, Reste eines neuen Cricetiden. Von Petersbuch 41 „rechte Spalte" (MN 5) ist ein weiterer Beleg dieser Gattung vorhanden. Von den Molassefundstellen Laimering 3, Göttschlag und Ziemetshausen 1 b (MN 6) kann weiteres, z. T. fragmentäres Zahnmaterial dem neuen fossilen Hamster zugeordnet werden. Folgenden Personen bin ich sehr zu Dank verpflichtet:

Herrn Prof. Dr. K. Heissig, München, für wichtige Hinweise und Diskussionen bezüglich der Molassefundstellen und für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Frau Dipl. Geol. D. Kalthoff, Bonn, für die Schmelzuntersuchung des Schneidezahnes. Herrn U. Schmid, Augsburg, für das Überlassen des Materials von Laimering 3 zur Bearbeitung und der Fa. A. Schopfel für die Erlaubnis zur Materialentnahme, sowie Herrn G. Bergmeier, München, für die Anfertigung der Photoaufnahmen.

*) Dipl. Geol. M. Rummel, Bayerische Staatsslg. f. Paläontologie u. hist. Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Die Fundstücke befinden sich in den Privatsammlungen von Herrn U. Schmid und des Autors. Die abgebildeten Exemplare, sowie ein Teil der Exponate aus der Molasse sind an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München inventarisiert. Die Schmelzprobe des Schneidezahns ist am Institut für Paläontologie, Bonn hinterlegt. Die Bezeichnung der Zahnkronenelemente erfolgt in Anlehnung an die Terminologie von Mein & Freudenthal 1971 und Wood & Wilson 1936. Die morphologische Verlängerung des Hypoconus-Vorderarmes nach labial bei den oberen Molaren wird als Mesoloph, der kurze, vom Hypoconid-Hinterarm nach anterior verlaufende Sporn wird als Hypolophulid II bezeichnet. Alle Meßgrößen werden, soweit nicht anders vermerkt, in mm- Einheit angegeben.

Systematischer Teil

Ordnung: Rodentia Bowdich 1821

Familie: Cricetidae Rochebrune 1883

Unterfamilie: Cricetodontinae Stehlin & Schaub 1951

Mixocricetodon n. gen.

Typspecies: *Mixocricetodon dehmi* n. sp.

Holotypus: rechter Unterkiefer, i, m1-m3, Inv. Nr. BSP 1997 I 1, Taf. 1, Fig. 1

Paratypus: linker Oberkiefer, M1-M3, Inv. Nr. BSP 1997 I 2, Taf. 1, Fig. 2

Typuslokalität: Das Karstsystem Petersbuch 31„Liegendes“ und 39 bei Petersbuch, Lkr. Eichstätt in Bayern.

Namengebung: Der Gattungsname nimmt Bezug auf das Auftreten von zahnmorphologischen Merkmalen verschiedener Cricetiden-Gattungen.

Der Artname ist Herrn Prof. Dr. R. Dehm zum Andenken und in Wertschätzung seiner Forschungen, speziell auf dem Gebiet der tertiären Säugetiere, gewidmet.

Stratigraphische Verbreitung: Mittelmiozän, Säugetiereinheiten MN 5 und MN 6.

Weiteres Aufteten: In den Molassefaunen von Ziemetshausen 1 b, Göttschlag 1b und Laimering 3.

Gattungsdiagnose: großer Cricetodontinae mit langgestreckten, relativ niederkronigen, massigen oberen und unteren Molaren und nicht reduziertem m3. Das Anteroconid des m1 kann tief und weit gespalten sein. Am m2 ist meist ein kurzes Hypolophulid II entwickelt. Der M3 bildet einen vollständigen Mesoloph und Posteroloph aus. Der M1 zeigt einen anterioren labialen Quersporn. Alle Zahnpositionen des Oberkiefers weisen einen kräftigen Mesoloph und drei Wurzeln auf. Ein Entomesoloph fehlt weitgehend. Im Unterkiefer ist bei allen Zähnen ein kräftiges Mesolophid und ein schwächeres Ectomesolophid vorhanden.

Mixocricetodon dehmi n. gen., n. sp.

Synonomie: v. pars 1989: *Cricetodon* cf. *jotae* Mein & Freudenthal 1971, in: Heissig 1986, 246
v. pars 1991: *Cricetodon* aff. *meini* Freudenthal 1963 in: Boon 1991, 96 u. 157, Fig. 3

Artdiagnose: Die Artdiagnose entspricht der Gattungsdiagnose.

Gesamtmaterial von Petersbuch 31 „Liegendes" und 39

Schädel 2x I - M3	Unterkiefer i, m1-m3: 1 i, m1-m2: 3 m1-m3: 3 m1-m2: 3	Oberkiefer M1-M3: 3 M1-M2: 2 M2-M3: 2 M2: 1	M1 d.: 3	M2 d.: 1 s.: 1	M3 d.: 1 s.: 1	m1 d.:4 s.:3	m2 d.:5 s.:4	m3 s.:4 d.:2	i d.:1
Σ: 1	10	8	3	2	2	7	9	6	1

Tab. 1: Das vorliegende Material

Beschreibung des Holotypus

(Inv.-Nr. BSP 1997 I 1, Maße: m1: 3,85 x 2,33, m2: 3,25 x 2,57, m3: 3,21 x 2,49, m1-m3: 9,87, Taf. 1, Fig. 1)

Der dextrale, adulte Unterkiefer ist mit m1-m3 bezahnt, der Schneidezahn ist abgebrochen. Sowohl der Processus coronoideus, als auch der Processus angularis sind an ihrem Hinterende beschädigt. Das Corpus mandibulae ist kräftig und massig, das Diastema lang und weniger steil abfallend als bei *Cricetodon*. Die Symphysenregion verläuft lingualseitig schräg zur Kieferunterseite und endet unterhalb des m1. Das Foramen mentale ist in natürlicher Kaustellung des Kiefers in Aufsicht gerade noch erkennbar. Es befindet sich vor der Alveole des m1, im Scheitelpunkt des Diastemas. Das Foramen mandibulae ist groß und liegt oberhalb des Innenwulsts des Processus articularis, sein Austritt befindet sich in Höhe der Schmelzbasis des m3. Die Crista mandibulae setzt im vorderen Bereich des m3 an und verläuft gerade bis zum Processus coronoideus. Die Molaren sind massig ausgebildet, eine Schmelzrunzelung tritt teilweise auf.

Der m1: Der langgestreckte und relativ schmale m1 zeigt ein breites, gerundetes Anteroconid, welches an der Spitze eine leichte Zweiteilung erkennen läßt. Das Anteroconid ist leicht labialseitig gelegen. Der labiale Anterolophid-Arm ist deutlich gerunzelt und erstreckt sich bis zur Metaconid-Basis. Der linguale Arm ist hingegen sehr schwach und kurz entwickelt. Das Anterolophulid endet an der Anteroconid-Basis. Die Spitze des Metaconids und ein Teil der antero-lingualen Entoconid-Seite sind geringfügig beschädigt. Der Protoconid-Hinterarm ist kräftiger als das Anterolophulid ausgebildet. Am Kontaktpunkt von Protoconid-Hinterarm und Hypoconid-Vorderarm ist ein Mesolophid entwickelt, welches frei endet und bis zur lingualen Zahnseite verläuft, wo es eine Verdickung, ähnlich einem Stylid, ausbildet. Das Hypolophulid I mündet ± rechtwinkelig in den Hypoconid-Vorderarm ein. Anterior zweigt nach labial ein stark zum Zahnrand hin abfallendes, langes Ectomesolophid ab, das noch vor dem Zahnrand endet. An der posterioren Höckerseite des Protoconids ist ein schwacher Schmelzgrat entwickelt, welcher das Ectomesolophid jedoch nicht erreicht und an der Basis des Sinusids endet. Eine ähnliche, aber schwächer ausgebildete Struktur befindet sich an der posterioren Hypoconid-Seite. Das Posterolophid ist kräftig und endet kurz vor der Entoconid-Basis. Das labiale Hauptsinusid ist weit und erstreckt sich quer zur Längsachse des Zahnes.

Der m2: Das Metalophulid verschmilzt mit dem Anterolophid, ein lingualer Anterolophid-Arm fehlt. Der labiale Arm ist vorhanden und endet an der Protoconid-Basis. Das Anterolophulid ist kurz und schwächer als das Metalophulid. Das Hypolophulid und der schwächere Hypoconid-Vorderarm verschmelzen und bilden einen, entlang der Längsachse verlaufenden Schmelzgrat (entspricht morphologisch einem Mesoconid) aus. Von diesem Grat zweigt nach lingual ein freies, halblanges Mesolophid und posterior von diesem, ein kurzes Ectomesolophid zur Labialseite hin ab. Das Hypoconid ist postero-labial an der Spitze geringfügig beschädigt.

Der Hypoconid-Hinterarm verschmilzt mit dem Posterolophid, das bis zur Entoconid-Basis reicht. Am Kontaktpunkt von Hypoconid-Hinterarm und Posterolophid tritt eine Verdickung des Schmelzes auf, von der aus ein kurzer Sporn (Hypolophulid II) in das Posterosinusid hineinreicht. Das labiale Hauptsinusid ist, ähnlich wie am m1, weit und quer zur Längsachse orientiert.

Der m3: Der Zahn ist anterior breiter als posterior, langgestreckt und nicht reduziert. Der labiale Anterolophid-Arm ist kräftig und erreicht die Protoconid-Basis, der schwächere linguale Arm ist kürzer und endet an der Metaconid-Basis. Metalophulid und Anterolophulid sind kurz und gleich kräftig ausgebildet.

Der Protoconid-Hinterarm bildet zusammen mit dem Mesolophid einen geraden, leicht nach posterior gerichteten Schmelzgrat aus. Das Mesolophid ist somit im Gegensatz zur Ausbildung am m1 und m2 nach posterior orientiert. Es endet an der anterioren Entoconid-Seite. Das kräftige Entoconid zeigt antero-lingual einen Sporn, der wohl einem Postentolophid entspricht. Das Hypolophulid ist, wie am m2, senkrecht zur Längsachse gerichtet und verbindet sich mit dem kurzen Hypoconid-Vorderarm und setzt sich bis zum Protoconid-Hinterarm fort. An einer Verdickung dieses Schmelzgrates (Ectomesoconid) ist ein kurzes Ectomesolophid entwickelt. Der Hypoconid-Hinterarm verschmilzt mit dem Posterolophid, welches bis zur Entoconid-Basis reicht. Das Posterosinusid ist somit abgeschlossen. Das labiale Hauptsinusid ist, wie an den beiden vorderen Molaren, weit ausgebildet und verläuft quer zur Längsachse des m3.

Beschreibung der Gesamtpopulation

Kiefermaterial (Länge der Zahnreihen in cm):

Position:	n						Mw
M1-M3	5	0,92	0,92	0,95	0,95	0,91	0,93
M1-M2	2	0,67	0,64				0,66
M2-M3	2	0,56	0,53				0,55
m1-m3	4	0,96	0,97	0,99	0,94		0,97
m1-m2	5	0,65	0,61	0,66	0,63	0,65	0,64

Tab. 2: Länge der unteren und oberen Zahnreihen.

Zusammengehörige Zahnreihen eines Individuums werden als isolierte Funde bei der Morphologiebeschreibung betrachtet.

Die erste Zahl bezieht sich auf die Variabilität des Merkmals, die zweite Zahl gibt die Menge des zur Untersuchung herangezogenen Materials an.

Der I: Beide Schneidezähne des Schädels zeigen eine sehr schwache Einfachrillung des Schmelzes. Sie verläuft parallel der Kante von oberer Schmelzfläche zur labial gelegenen Schmelzseite. Die maximale Länge und Breite am anterioren Ende beträgt an beiden Zähnen: 2,62 x 1,61.

Der M 1:

	L	B
n	10	10
min	4,01	2,29
max	4,21	2,57
Mw	4,11	2,46
S	0,08	0,10
V	1,92	4,16

juvenil: 1, adult: 9, senil: 0; sin.: 5, dex.: 5

Zwei der M1 sind beschädigt. Der Anteroconus ist breit und lingualseitig kaum eingeschnürt. Er ist zweihöckerig, wobei beide Höcker ± gleichgroß sind. Die anteriore Furche reicht bis zur Hälfte der gesamten Schmelzkronenhöhe hinab und wird an der Basis von einem Wulst begrenzt. Der linguale Arm des Anterolophs ist kräftig und verschmilzt mit einem, meist kräftigen Protostyl, wobei er durch ein gerunzeltes Cingulum mit der Protoconus-Basis verbunden ist. Anterior, vor dem lingualen Arm des Anterolophs, ist ein schwächerer Grat entwickelt, der an der Seite des Anteroconus stark nach lingual abfallend verläuft. Dieser ist vom labialen Arm durch einen schmalen, aber meist tiefen Spalt getrennt. Der labiale Arm ist deutlich schwächer und kürzer als der linguale Arm und verschmilzt mit einem kräftigen Cingulum, das an der Paraconus-Basis endet. Ein Protolophulus I, bzw. ein labialer Anteroconus-Sporn fehlt immer. Der Anterolophulus ist kräftig und verbindet sich mit dem Anteroconus-Sporn des lingualen Höckers. Am Kontaktpunkt tritt eine Verdickung auf, von der aus ein lingualer Quersporn I nach medial abzweigt. Dieser ist bei 2(9) Zähnen kurz, ansonsten halblang ausgebildet. Der Protolophulus II und der Protoconus-Hinterarm sind kurz und relativ schwach. Beide verlaufen geringfügig nach posterior gerichtet am Mesoconus zusammen. Der Hypoconus-Vorderarm ist sehr kräftig ausgebildet und endet anterior ebenfalls in den Mesoconus, wobei zuvor ein Mesoloph nach labial abzweigt. Der Mesoloph ist bei 2(10) kurz, ansonsten halblang bis dreiviertellang. Er verläuft entlang der Metaconus-Basis bei 6(10) und mündet in diesen bei 4(10) Zähnen ein. Der Metaloph ist kurz und schwächer als der Hypoconus-Hinterarm und endet am Posteroloph. Der Hypoconus-Hinterarm verschmilzt mit dem Posteroloph, welcher an der posterioren Metaconus-Seite endet. Der linguale Haupt-

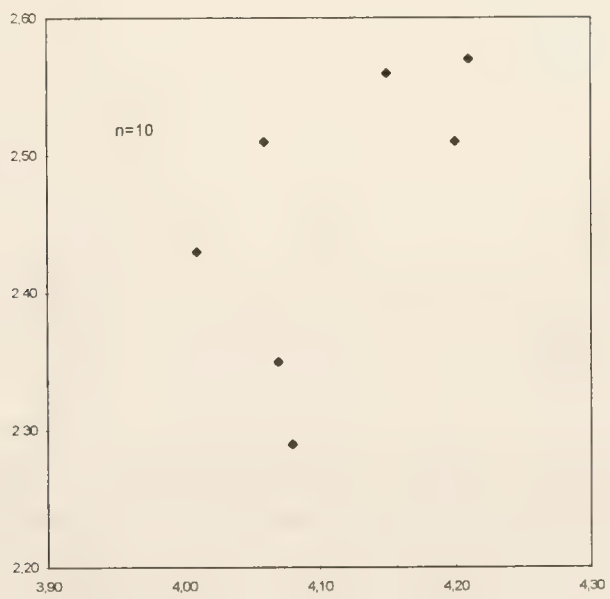


Diagramm 1: Längen- und Breitendarstellung des M1.

sinus ist weit und nach anterior gekrümmt. Der linguale und labiale Zahnrand wird von einem, meist kräftigen und wulstigen Cingulum begrenzt. Der M1 ist dreiwurzelig.

Der M2:

	L	B
n	12	12
min	2,78	2,39
max	3,23	2,64
Mw	3,02	2,52
S	0,13	0,08
V	4,18	3,11

juvenil: 1, adult: 10, senil: 1; sin.: 7, dex.: 5

Der Anterolophulus ist kräftig und verschmilzt mit dem breiten Anteroloph. Labial reicht dieser bis zur Paraconus-Basis. Der linguale Arm des Anterolophs ist schwächer, fällt steil ab und endet antero-lingual an der Protoconus-Basis. Der Protolophulus ist quer zur Längsachse, oder geringfügig nach posterior gerichtet. Der Protoconus-Hinterarm ist kurz und endet am Mesoconus. Der kräftige Hypoconus-Vorderarm mündet ebenfalls in den Mesoconus ein und bildet mit dem Mesoloph einen Schmelzgrat aus, der bis zum labialen Zahnrand reichen kann. Der Mesoloph endet frei und kann in Richtung Metaconus geneigt sein. Er ist lang (reicht bis zum Zahnrand) bei 2(12), endet kurz vor diesem bei 8(12) und ist bei 2(12) Zähnen halblang. Ein Postectoloph ist vereinzelt bei dieser Zahnposition vertreten, wobei es sich nur um einen kleinen Schmelzgrat handelt, welcher an der posterioren Paraconus-Seite in den labialen Sinus verläuft (2/12). Dieser Grat fehlt bei 9(12) und ist nur bei 1(12) Zahn (Paratypus, vgl. Taf. 1, Fig. 2) geringfügig länger, endet aber vor dem Mesoloph. Bei diesem Exemplar ist zusätzlich ein winziger, kurzer Sporn vorhanden, der vom Mesoconus in Richtung Metaconus verläuft. Ihm kommt von der anterioren Metaconus-Flanke ein ähnlich entwickelter Grat entgegen. Es scheint sich bei diesem Detail um einen unvollständigen Metalophulus II zu handeln. Der kurze Hypoconus-Hinterarm verschmilzt mit dem Posteroloph, welcher labial bis zur Spitze des Metaconus reichen kann. Der Metalophulus II ist kurz und kräftig und verbindet sich ebenfalls mit dem Posteroloph. Der linguale Hauptsinus ist nach anterior gebogen. Beide Zahnränder werden von einem kräftigen, stark gerunzeltem Cingulum eingefaßt. Besonders ausgeprägt sind diese Protuberanzen am Paratypus. Der M2 ist dreiwurzelig.

Der M3:

	L	B
n	9	9
min	2,46	2,17
max	2,80	2,53
Mw	2,58	2,33
S	0,12	0,11
V	4,46	4,84

juvenil: 2, adult: 6, senil: 1; sin.: 5, dex.: 4

Der kurze Anterolophulus verschmilzt mit dem Anteroloph. Der labiale Arm des Anterolophs setzt sich bis zum Paraconus fort, der linguale Arm ist kürzer, fällt zur Zahnaußenseite hin ab und endet an der Protoconus-Basis. Der Protolophulus II ist langgestreckt und verbindet sich mit dem Protoconus-Hinterarm und dem Hypoconus-Vorderarm unter Ausbildung einer Schmelzverdickung im zentralen Kronenbereich des M3. Ein Protolophulus I ist schwach und

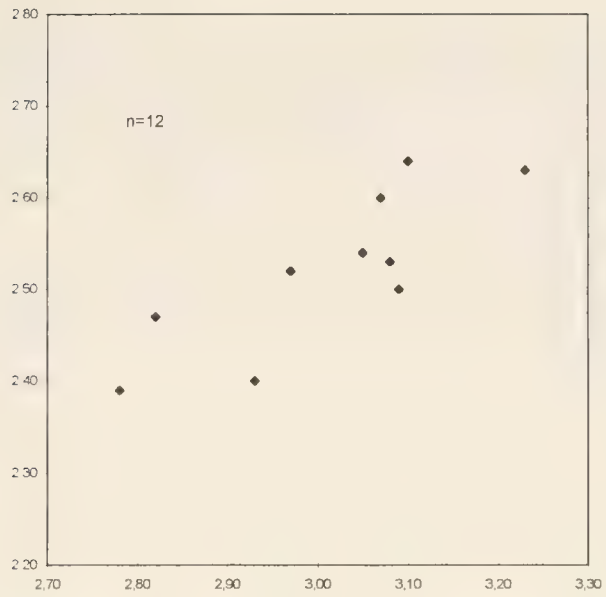


Diagramm 2: Längen- und Breitendarstellung des M2.

kurz bei einem Zahn entwickelt, es entsteht eine Verbindung zum Anteroloph, bei einem weiteren Zahn endet er vor diesem. Parallel zum Metaloph verläuft immer ein Mesoloph, welcher bis zum Zahnrand reicht und dort eine stylartige Struktur ausbildet. Der kurze Hypoconus-Vorderarm trifft ± rechtwinkelig auf den Metaloph. Der Metaconus ist bis auf eine Ausnahme, wo er mit dem Hypoconus-Hinterarm verschmilzt, als separater Höcker erkennbar. Ausgehend vom Hypoconus zieht ein gerunzeltes Cingulum bis zur Protoconus-Basis. Der linguale Sinus ist leicht nach anterior gebogen. Der M3 ist dreiwurzelig.

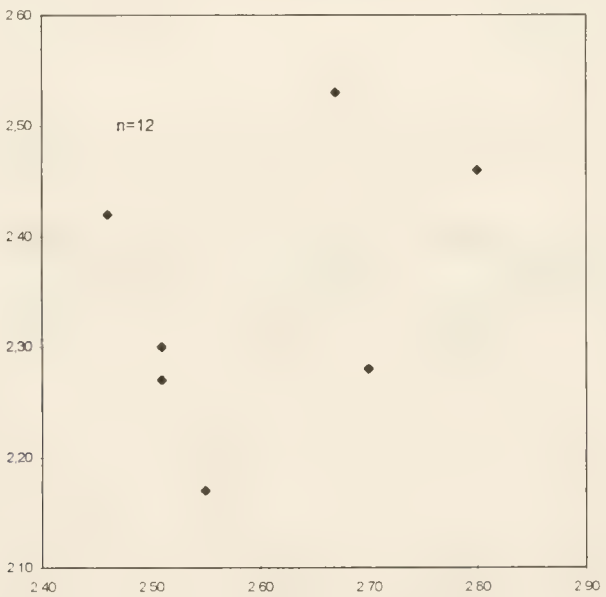


Diagramm 3: Längen- und Breitendarstellung des M3.

D e r i:

Die beiden unteren Schneidezähne zeigen zwei schwache Leisten, welche an der unteren Schmelzseite verlaufen. Der Zahnquerschnitt beträgt am anterioren Ende: 2,03 x 1,26 und 2,50 x 1,55.

Die Untersuchung der Schmelzmikrostruktur von Dipl. Geol. D. KALTHOFF, Bonn, an einem unteren Schneidezahn lieferte folgende Ergebnisse:

„Das Schmelzmuster ist zweischichtig. Die innere Schicht zeigt longitudinal ausgerichtete Hunter-Schreger-Bänder, wobei die Interprismatische Matrix (IPM) weitgehend im Winkel zu den Prismen verläuft; zur Schmelzaußenseite hin ist die IPM umhüllend-begleitend. Unter der mesialen Schmelzrippe befindet sich eine Umbiegungszone. Die schmale äußere Schicht wird von Tangentialschmelz gebildet. Das Schmelzmuster dieser neuen Hamstergattung zeigt einen abgeleiteten Zustand an."

Eine detaillierte Beschreibung erfolgt im Rahmen einer größeren Arbeit über den Schneidezahnschmelz der Muroidea, die z. Zt. von D. KALTHOFF durchgeführt wird.

D e r m 1:

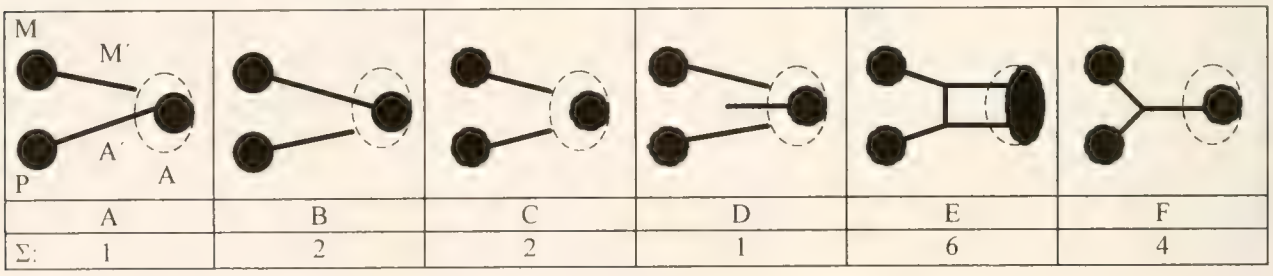
	L	B
n	14	15
min	3,42	2,09
max	3,85	2,43
Mw	3,56	2,22
S	0,12	0,10
V	3,27	4,60

juvenil: 0, adult: 14, senil: 2; sin.: 6, dex.: 10

Zwei der m1 sind beschädigt.

Das Anteroconid ist gerundet, der labiale Anterolophid-Arm ist kräftig und reicht bis an die Protoconid-Basis. Der linguale Arm ist schwach entwickelt, oder fehlt bei 3(15), ansonsten ist er deutlich schwächer und kürzer als der labiale Arm ausgebildet. Er endet vor der Metaconid-Basis bei 5(15) und erreicht diese bei 10(15) Zähnen. Das Anteroconid ist deutlich zweigeteilt bei 10(14) und einhöckerig bei den restlichen m1. Die Trennfurche der beiden Anteroconid-Höcker reicht anterior tief, fast bis zur Schmelzbasis. Der linguale Anteroconid-Höcker ist deutlich kleiner als der labiale.

Folgende Metaconid / Protoconid / Anteroconid-Verbindungen sind verwirklicht (M= Metaconid, P= Protoconid, A= Anteroconid, M´= Metalophulid, A´= Anterolophulid):



	A	B	C	D	E	F
Σ:	1	2	2	1	6	4

A) Das Metalophulid reicht bis zur Anteroconid-Basis, das Anterolophulid bis zur Spitze des labialen Anteroconid-Höckers.
B) Das Metalophulid verläuft zum Anteroconid, das Anterolophulid endet an der Anteroconid-Basis.
C) Beide Arme reichen nicht bis zur Anteroconid-Spitze.
D) Anterolophulid und Metalophulid sind getrennt und enden an der Anteroconid-Basis, ein Sporn, ausgehend vom Anteroconid, verläuft nach posterior.
E) Das Anterolophulid und das Metalophulid sind miteinander verbunden und mit je einem ling. und lab. Anteroconid-Sporn verbunden.
F) Das Metalophulid mündet in das Anterolophulid vor dem Anteroconid ein.

Ein Metalophulid II fehlt bei 8(16), ein schwacher Grat ist bei 5(16) verwirklicht und bei 3(15) ist es länger ausgebildet, wobei es allerdings zu keiner Verbindung mit dem Protoconid-Hinterarm kommt. Dieser ist kräftig und in Richtung Entoconid orientiert. Von diesem Arm

zweigt ein ebenfalls kräftiges Mesolophid ab. Es endet frei und ist kurz bei 6(15), ansonsten halblang. Am Kontaktpunkt von Hypoconid-Vorderarm, Hypolophulid I und Protoconid-Hinterarm ist eine Verdickung des Schmelzes erkennbar (Mesoconid), von welchem nach antero-labial ein Ectomesolophid abzweigt. Dieses ist entweder als kurzer Sporn ausgebildet 6(15), halblang bei 4(15), oder reicht bis zum Zahnrand (2/15). Bei 3(15) m1 fällt dieses Element stark zur Labialseite hin ab und verläuft als schwacher, niedriger Schmelzgrat an der Basis des labialen Hauptsinusids bis zum Zahnrand. Am Ende des Ectomesolophids, bzw. in dessen Verlängerung, ist fast immer ein Stylid entwickelt. Ein ebensolches tritt auch häufig am lingualen Zahnrand zwischen Meta- und Entoconid auf. Das Hypolophulid I ist kurz und ± quer zur Längsachse gerichtet. An der postero-lingualen Entoconid-Seite ist eine Wulst erkennbar, welcher dem Posterolophid entgegenläuft. Der Hypoconid-Hinterarm ist kurz und verschmilzt mit dem Posterolophid, wobei es zu einer Verdickung an dieser Stelle kommt. An der postero-labialen Hypoconid-Seite ist eine Eindellung zu beobachten, welche von einem schwachen Schmelzgrat nach posterior abgeschlossen sein kann. Der m1 ist zweiwurzelig.

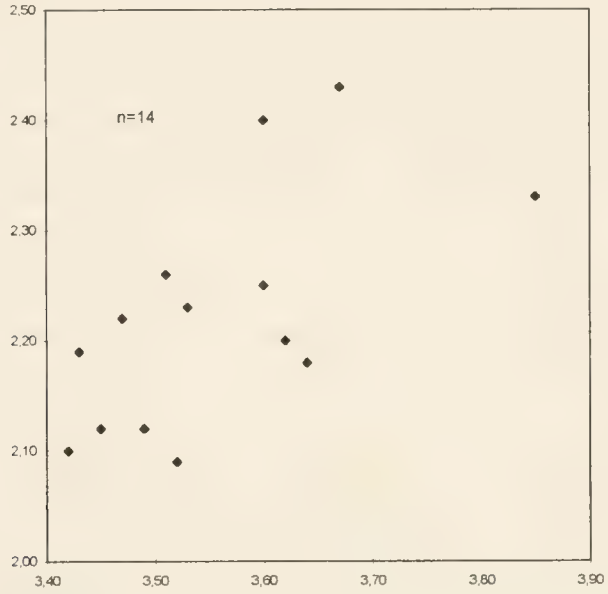


Diagramm 4: Längen- und Breitendarstellung des m1.

Der m2:

L	B	
n	17	18
min	2,92	2,26
max	3,29	2,95
Mw	3,09	2,55
S	0,11	0,13
V	3,53	5,23

juvenil: 2, adult: 12, senil: 5; sin.: 7, dex.: 12

Ein m2 liegt als Fragment vor, ein weiterer Zahn ist beschädigt.

Metaconid und Entoconid sind nach anterior gebogen. Ein relativ kurzes und schwaches Metalophid und Anterolophulid verbinden sich mit einem breiten und massigen Anterolophid. Bei frischen Zähnen sind diese Grate durch eine schwache Zäsur vom Anterolophid getrennt. Der kräftige, labiale Anterolophid-Arm endet an der Protoconid-Basis, der linguale Arm ist kürzer und schwächer ausgebildet. Bei fortgeschrittener Abkauung bildet dieser Arm mit dem

Metalophulid eine Kaufläche aus. Der Protoconid-Hinterarm ist kräftiger als das Anterolophulid und endet am Mesoconid. Nach lingual zweigt ein frei endendes Mesolophid ab. Es ist kurz bei 8(19) und lang bei 11(19) der m2. Bei einem Zahn ist neben der Verbindung von Protoconid-Hinterarm und Mesolophid noch eine zusätzliche Gratverbindung erkennbar, welche von der posterioren Protoconid-Seite zum Mesoconid verläuft. Vom Mesoconid ausgehend, verläuft meist ein Ectomesolophid nach labial. Dieses fehlt, oder ist nur als Verdickung am Mesoconid erkennbar bei 8(19), ist kurz bei ebenfalls 8(19) und halblang bei 3(19) m2. Bei der letztgenannten Ausbildung fällt das Ectomesolophid steil ab und verläuft als niedriger Grat an der Basis des Sinusids. Das Hypolophulid I ist im Gegensatz zum Metalophulid nicht nach anterior, sondern quer zur Längsachse des Zahnes orientiert. Es ist kräftig und mündet in das Mesoconid an dessen posteriorem Ende ein. Der Hypoconid-Vorderarm ist kurz und zum Metaconid gerichtet. Der Kontakt zum Mesoconid ist bei frischen Zähnen nicht durchgehend, sondern durch einen kleinen Einschnitt unterbrochen. Der Hypoconid-Hinterarm ist kräftig und verbindet sich mit dem Posterolophid, welches an der Flanke des Entoconids endet. Das Posterosinusid ist somit nach postero-lingual abgeschlossen. Vom Posterolophid ausgehend, verläuft ein schwacher Schmelzgrat (Hypolophulid II) nach anterior in das Posterosinusid. Sein Auftreten ist stark vom jeweiligen Abkauungsstadium abhängig. Dieses Element fehlt bei 4(14) und ist bei 10(14) Zähnen entwickelt.

Labial ist zwischen Posterolophid und posteriorer Hypoconid-Seite ein, z.T. kräftiges, wulstiges Cingulum erkennbar. Das weite, Y-förmige labiale Sinusid verläuft quer zur Längsachse und wird nach außen durch ein gerunzeltes Cingulum begrenzt. Der m2 ist zweiwurzelig.

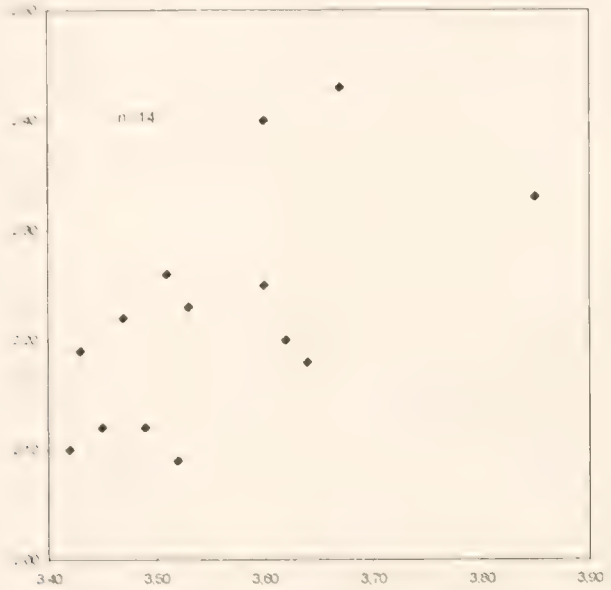


Diagramm 5: Längen- und Breitendarstellung des m2.

Der m3:

	L	B
n	9	9
min	2,94	2,15
max	3,24	2,49
Mw	3,12	2,37
S	0,11	0,11
V	3,57	4,54

juvenil: 2, adult: 5, senil: 2; sin.: 6, dex.: 3

Das Metalophulid und das Anterolophulid sind kurz und münden getrennt in das Anterolophid ein. Der linguale Anterolophid-Arm ist ebenfalls kurz und kann bei fortgeschrittener Abkauung zusammen mit dem Metalophulid eine Kaufläche ausbilden. Der labiale Arm ist kräftig und verläuft bis an die Protoconid-Basis. Der Protoconid-Hinterarm ist kurz und mit dem Mesoconid verbunden. Das, nach posterior gerichtete Mesolophid ist bei 3(9) halblang, bei 3(9) lang und bei 3(9) verbindet es sich mit dem Entoconid über einen kräftigen, antero-lingual verlaufenden Entoconid-Sporn. Das Hypolophulid ist quer zur Längsachse, oder geringfügig nach posterior gerichtet. Bei zwei m3 ist ein nach lingual geneigter Sporn zwischen dem Mesolophid und dem Hypolophulid erkennbar, der vom Mesoconid ausgeht. Ein Ectomesolophid ist lang bei 1(9) Zahn, halblang bei 2(9) und kurz bei 6(9) ausgebildet. Der Hypoconid-Hinterarm verschmilzt mit dem Posterolophid, das bis zur Entoconid-Basis, oder höher reichen kann. Bei 3(9) Zähnen ist ein kurzer, nach anterior verlaufender Sporn entwickelt, der am Posterolophid beginnt und in das Posterosinusid hineinreicht. Es scheint sich hierbei um eine homologe Entwicklung zum Hypolophulid II des m2 zu handeln. Das Posterosinusid ist lingual geschlossen, das labiale Sinusid wird von einem, z.T. stark gerunzeltem Cingulum begrenzt. Der m3 ist zweiwurzelig.

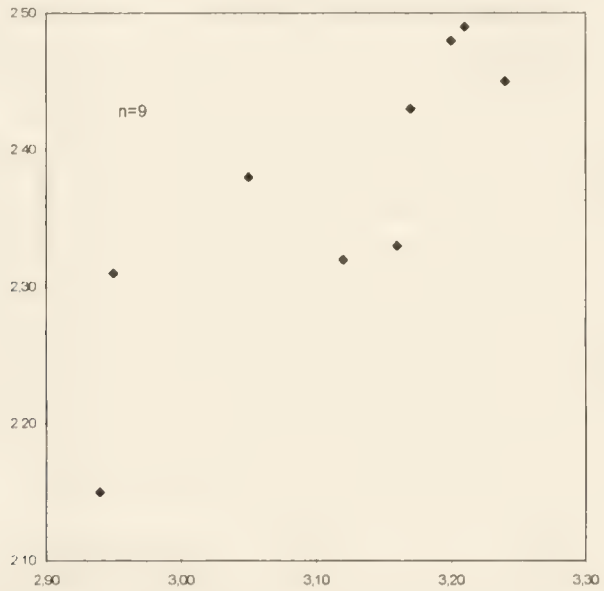


Diagramm 6: Längen- und Breitendarstellung des m3.

Die Schädelmorphologie

Der Schädel stammt von einem spätadulten Individuum, die Unterkiefer fehlen. Der Fund ist zwar plastisch erhalten, liegt aber sowohl vertikal, als auch lateral verschoben vor. Er ist innenseitig mit Matrix gefüllt. Die beiden Jugalia fehlen ebenso wie der postero-ventrale Bereich ab dem Basisphenoid. Das sinistrale Tympanicum ist zum anterioren Ansatz des Jugale verschoben, das dextrale Tympanicum fehlt. Beide Pterygoide sind an der Basis abgebrochen. Dorsalseitig ist das Hinterhaupt in der Horizontalen deformiert, vom Parietale, Interparietale und Frontale sind nur vereinzelte, z.T. disartikulierte Bereiche erhalten. Das Supraoccipitale fehlt. Nasale und Praemaxillare sind zum Maxillare hin lateral und vertikal verschoben. Das Nasale reicht weit über die Nasenöffnung hinaus. Das Foramen incisivum ist gestreckt, posterior deutlich breiter als am spitz zulaufenden anterioren Ende. Das Foramen palatinum ist in der Lage nicht zuzuordnen, da das sinistrale Palatinum nach anterior verschoben ist und das dextrale Element fehlt. Weitere anatomische Details sind nicht verwertbar, da sie entweder nicht mehr in ihrem natürlichen Verband vorliegen, oder zerstört sind.

Mixocricetodon sp. von Petersbuch 41 „rechte Spalte"

Es liegt ein linker Unterkiefer mit i, m2 und m3 im adulten Stadium vor. Die beiden Wurzeln des abgebrochenen m1 befinden sind noch in den Alveolen. Der Unterkiefer ist in der Dimension kleiner als das Typus-Material von Petersbuch 31 „Liegendes"/39, unterscheidet sich aber nicht in der Morphologie. Die Bezahnung gleicht i.w. ebenfalls, mit Ausnahme der Größe, der Typusart.

Die Maße sind: m2: 2,72 x 2,24; m3: 2,65 x 2,07; m2-m3: 5,28.

Der i: Der kräftige Schneidezahn zeigt im Gegensatz zum Material von Petersbuch 31/39 einen deutlichen, kräftigen Doppelwulst an der Unterseite des Schneidezahnes. Die max. Maße am anterioren Ende betragen im Querschnitt 2,07 x 1,39.

Der m 2: Das Metalophulid und das Anterolophulid sind kurz und münden beide in das Anterolophid ein. Der labiale Anterolophid-Arm reicht zur Protoconid-Basis, der linguale Arm ist deutlich kürzer. Der Protoconid-Hinterarm verbindet sich mit dem Mesoconid. Lingual zweigt ein frei endendes, halblanges Mesolophid ab. Ein Ectomesolophid ist nur als kleine Verdickung am Mesoconid erkennbar. Das Hypolophulid verläuft quer zur Längsachse und mündet ebenso wie der kürzere und schwächere Hypoconid-Vorderarm in das langgestreckte Mesoconid ein. Der Hypoconid-Hinterarm und das Posterolophid sind verschmolzen. Das Posterolophid endet an der Entoconid-Basis. Das gerade und weite Hauptsinusid wird nach labial von einem kräftigen, gerunzeltem Cingulum begrenzt. Ein Hypolophulid II fehlt.

Der m 3: Der anteriore Zahnbereich ist wie am m2 ausgebildet. Der Protoconid-Hinterarm bildet zusammen mit dem Mesolophid eine nach anterior gerichtete Schmelzkante aus, die bis zum lingualen Zahnrand reicht. Vom Mesoconid zweigt nach labial ein kurzes Ectomesolophid ab. Zwischen dem verlängerten Protoconid-Hinterarm (Mesolophid) und dem Hypolophulid zweigt ein kleiner Sporn vom Mesoconid nach lingual ab. Das Hypolophulid ist quer zur Längsachse gerichtet. Der Hypoconid-Vorderarm ist schwach und kurz, der Hinterarm kräftig und mit dem Posterolophid, welches an der Entoconid-Basis endet, verbunden. Ein Sporn, der vom Entoconid ausgeht, am lingualen Zahnrand verläuft und nach anterior gerichtet ist, fehlt. Das labiale Hauptsinusid ist gerade, Y-förmig und wird von einem gerunzelten Cingulum begrenzt.

Die geringfügig abweichende Morphologie und vor allem die kleinere Dimension legen die Vermutung nahe, daß es sich bei diesem stratigraphisch ältesten Beleg von *Mixocricetodon* um eine eigenständige Art handelt, welche als direkter Vorläufer von *Mixocricetodon dehmi* in Frage kommt. Aufgrund des geringen Materials und dem Fehlen von diagnostisch relevanten Zahnpositionen wurde auf die Benennung einer weiteren Art vorerst verzichtet.

Differentialdiagnose

Mixocricetodon n. gen. wird mit *Eucricetodon, Eumyarion, Cricetodon, Byzantinia, Hispanomys* und *Deperetomys* verglichen.

Mixocricetodon zeigt in der Zahnmorphologie sowohl phylogenetisch altertümliche, als auch moderne Elemente, wobei die erstgenannten Merkmale überwiegen. Als primitiv sind die Ausbildung eines Anteromesolophs am M1, der kurze Hypoconid-Hinterarm neben dem Posterolophid am m2 (reduziertes Hypolophulid II?), der nicht reduzierte m3 mit deutlichem labialem und lingualem Arm des Anterolophids, die Niederkronigkeit der Molaren, der gut ausgeprägte Posteroloph und Metaloph des M3, das Fehlen der Ectolophe an den oberen Molaren und die Dreiwurzeligkeit der oberen Zähne zu bezeichnen. Die Spaltung des Anteroconids am m1 und die Ausbildung eines Metalophulid I sind dagegen fortschrittlichere

Merkmal	*Mixocricetodon*	Eucricetodon	Eumyarion	Cricetodon	Deperetomys*	Byzantinia	Hispanomys
Größe	++ - +++	+	+ - ++	+ - ++	++	+ - +++	+ - ++
Anzahl d. Wurzeln M1,2	3	3	3	4	4	3-4	4
Spaltung d. Anteroc. m1	-/+	–	–	–	–	–	-
ant. lab. Quersp. am M1	+	-	+	-/+	-	-	-/+
Ectomesolophid bei m1-3	+	-/+	-/+	-/+	-	+	+
Mesolophid bei m1-3	+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+
Posteroloph am M3	+	-/+	+	-/+	-/+	–	–
Schmelzrillen am I	1	0/2	?	1-2	1-2	2	1
Schmelzrillen am i	2	0	2	2-3	2-3	1-2	?
Trichterstruktur M1	-	-	-/+	-	+	-/+	-/+
Ectolophe M1-2	-	-/+	-/+	-/+	+	+	+
Reduktion des m3	-	-	-	-/+	-	+	+
Reduktion des M3	-	-	-	-/+	-	+	+
Schmelzrunzelung	+/-	-/+	-/+	+	+	-/+	-/+
Hypsodontie	-	-	-/+	-/+	-/+	+ - +++	+ - ++
MN-Zone, Verbreitung	5/6	bis 3	4-10	5-8	7/8	7-13	7/8-13
Hypolophulid II am m2	+/-	+/-	+	–	–	–	–
Mesoconid am m1	+	+	+	-/+	–	–	–
Metalophulid I am m1	+	-/+	-/+	-/+	+	+	+

Tab. 3: Merkmalsausbildung verschiedener Cricetiden-Gattungen.

*Die angeführten Merkmale bei *Deperetomys* beziehen sich nur auf die Typusart *D. hagni*, die anatolischen Arten wurden nicht berücksichtigt.

Merkmale. Aussagen zur Phylogenie und Systematik sind für dieses Genus äußerst spekulativ, da weder Vorläuferformen aus dem Untermiozän, noch jüngere Belege von *Mixocricetodon* bis jetzt bekannt sind. Allenfalls ist eine morphologische und metrische Ähnlichkeit zur Gattung *Cricetodon*, speziell zur Typspezies *Cricetodon sansaniensis* und zu *Eumyarion* zu erkennen.

Eine morphologische Ähnlichkeit/Übereinstimmung zwischen *Eumyarion* und *Mixocricetodon* ist im folgenden angeführt:

M1: meist symmetrische Spaltung der Vorderknospe
- vorderer Quersporn vorhanden
- verlängerter Hypoconus-Vorderarm (Mesoloph) ähnlich entwickelt
- labialer Anteroconus-Sporn und/oder Antectoloph fehlen

M2: langer Mesoloph vorhanden
M3: ebenfalls langer Mesoloph entwickelt
m1: meist Mesoconid vorhanden
- Metalophulid II fehlt weitgehend
- Ectomesolophid vorhanden

m2: Hypolophulid II und Mesoconid entwickelt
m3: langgestreckt und wenig oder gering reduziert
- das Mesolophid ist nach posterior gerichtet

mx: die unteren Molaren zeigen ein weites, Y-förmiges Sinusid

Eumyarion unterscheidet sich durch folgende Merkmale von *Mixocricetodon*:

M1: Ectolophe vorhanden
- labialer Anteroloph-Sporn entwickelt
- der Protolophulus II ist nach posterior gerichtet

M2: Ein Protolophulus I ist vorhanden, ein Postectoloph ± ausgeprägt und der Metalophulus II fehlt
M3: Entoloph-Posteroloph-Verbindung mehr anterior gelegen
m1: Das Hypolophulid ist ± quer zur Längsachse orientiert
- Anteroconid ist nicht gespalten
- Metalophulid II und Hypolophulid II ± vorhanden

m2: längere Ausbildung von Protoconid-Hinterarm und Mesolophid
m3: Ein Metalophulid II ist z.T. entwickelt

Unterschiede von *Mixocricetodon* und *Cricetodon*:
- in der Größe
- die Zahnhöcker sind im Habitus bei *Mixocricetodon* massiger
- in der Anzahl der Wurzeln am M1 und M2
- im Auftreten eines Hypolophulid II bei *Mixocricetodon*
- die häufigere Ausbildung von Ectolophen an den oberen Molaren bei *Cricetodon*
- unterschiedliche Richtung des Mesolophids am m3
- Spaltung des Anteroconids am m1 bei *Mixocricetodon*
- völliges Fehlen eines anterioren Paraconus-Armes am M1 bei *Mixocricetodon*
- kräftiger Posteroloph am M3 bei *Mixocricetodon* vorhanden
- weitgehendes Fehlen, oder schwächere Ausbildung eines Mesoconids an den unteren Molaren bei *Cricetodon*
- die Ausbildung des labialen Hauptsinusids ist unterschiedlich

Mixocricetodon unterscheidet sich von den aufgeführten Genera durch die teilweise vorhandene Spaltung des Anteroconids am m1. Ein weiteres Unterscheidungskriterium ist das (weitgehende) Fehlen der Ectolophe an den oberen Molaren, sowie die größeren Zahnmaße gegenüber den meisten, zum Vergleich herangezogenen Gattungen.

Phylogenetische Aussagen

Führt man die zentraleuropäische Cricetiden-Entwicklung auf eine Stammform der *Eucricetodontini* zurück, liegt die Vermutung nahe, daß die Häufung von Primitivmerkmalen als superstites Kriterium bei *Mixocricetodon* zu deuten ist. Eine Entwicklungslinie, ausgehend von türkischen Cricetiden/Muriden läßt sich nicht eindeutig morphologisch nachweisen. In diesem Zusammenhang scheint mir die Gattung *Enginia* De Brujin 1994, speziell *Enginia djanpolati* interessant, da, abgesehen von der Größe, bestimmte Merkmale ähnlich *Mixocricetodon* entwickelt sind (leider ist kein m1 von *E. djanpolati* beschrieben). Es ist sowohl ein Hypoconid -Hinterarm am m2, als auch ein nicht reduzierter m3 vorhanden. Die oberen Molaren unterscheiden sich jedoch deutlich voneinander (Ausbildung des M3, Ectolophe vorhanden). Als eine Vorläuferform scheidet *Enginia* aus, da deren Morphologie deutlich modernere Züge aufweist, als dies bei *Mixocricetodon* der Fall ist. Die Gattung *Meteamys* De Bruijn 1992 scheint ebenfalls als Vorläuferform auszuscheiden, da sie bereits deutliche Ectolophe und eine „Trichter-Struktur" an den oberen Molaren aufweist. Im Vergleich zu den untermiozänen anatolischen *Cricetodon*-Formen ist *Mixocricetodon* deutlich primitiver (u.a. fehlende Ectolophe) entwickelt, eine direkte Abstammung ist unwahrscheinlich.

Wird eine türkischen Stammform angenommen, so fand die Abspaltung der „*Mixocricetodon*-Linie" nicht im Miozän, sondern bereits wesentlich früher statt.

Bestimmte morphologische Grundmuster von *Mixocricetodon* finden sich auch bei untermiozänen osteuropäischen Spalaciden, so z.B. das Hypolophulid II und das Ectomesolophid an den beiden vorderen Molaren, sowie ein teilweise vorhandener vorderer Quersporn am M1. Deutlich unterschieden sind jedoch die Ausbildung des Anteroconids bzw. des Anteroconus der vorderen Molaren und die Ausbildung des m3.

Die große Ähnlichkeit in der Merkmalsausbildung von *Mixocricetodon* und *Eumyarion* deuten auf einen engen Verwandtschaftsgrad beider Gattungen hin. Eine direkte Abstammung von *Eumyarion* ist jedoch nicht erkennbar.

Mixocricetodon scheint mit der Einwanderungswelle in MN 5 aus dem osteuropäischen und/oder asiatischen Verbreitungsgebiet unseren Raum zusammen mit *Cricetodon* erreicht zu haben. Eine weitere Verbreitung von *Mixocricetodon* nach Frankreich und Spanien hat offensichtlich nicht mehr stattgefunden, da keinerlei Belege von dortigen, ± altersgleichen Fundstellen bekannt sind. Die Gattung ist offensichtlich an der Grenze MN 6 zu MN7/8 ausgestorben oder abgewandert, da aus den jüngeren Spaltenfaunen von Petersbuch mit einem ähnlichen Habitat keine weiteren Belege vorliegen.

Bemerkungen zur Paläoökologie von *Mixocricetodon* und zur Begleitfauna (Cricetidae)

Das Auftreten von *Mixocricetodon dehmi* scheint zeitlich und geographisch eng begrenzt zu sein. Stratigraphisch befinden sich die Molassefundstellen Ziemetshausen 1 b, Göttschlag und Laimering 3 (MN 6) im, bzw. über dem Brockhorizont (Mittlere Serie nach Dehm). Das Karstsystem Petersbuch 31 „Liegendes" und Petersbuch 39 lieferte neben *Mixocricetodon dehmi* folgende Cricetiden:

-*Megacricetodon minor* (Lartet 1851)
-*Democricetodon gracilis* Fahlbusch 1964
-*Democricetodon mutilus* Fahlbusch 1964
-*Eumyarion weinfurteri* (Schaub & Zapfe 1953)
-*Cricetodon* aff. *aureus* Mein & Freudenthal 1971

Die Hamsterfauna von Petersbuch 41 setzt sich zusammen aus:

-*Megacricetodon lappi* (Mein 1958)
-*Megacricetodon minor* (Lartet 1851)
-*Democricetodon mutilus* Fahlbusch 1964
-*Democricetodon gracilis* Fahlbusch 1964
-*Cricetodon* aff. *meini* Freudenthal, 1963
-*Eumyarion* cf. *weinfurteri* (Schaub & Zapfe 1953)
-*Melissiodon* cf. *dominans* Dehm 1935 (als Beimengung aus MN 4)

Diese Cricetiden-Faunen erlauben eine biostratigraphische Einstufung in die Säugetiereinheiten MN 6 bzw. MN 5. Die mit *Cricetodon* aff. *aureus* bezeichnete Art stimmt zwar metrisch mit *Cricetodon aureus* überein, in der Morphologie bestehen jedoch Unterschiede. Möglicherweise handelt es sich um eine, von *Cricetodon aureus* abstammende Art. Die Population von Petersbuch 39 läßt sich annähernd mit dem *Cricetodon*-Material vom Goldberg vergleichen, wobei sie m.E. progressiver ist (Metalophulid I häufiger entwickelt, vollständigere Ectolophe und ein posterior reduzierter m3 mit „X-Stellung"). Eine eingehende Bearbeitung wird nötig sein, um eine genauere taxonomische Einordnung geben zu können.

Cricetodon aff. *meini* von Petersbuch 41 ist metrisch kleiner als *Cricetodon meini* von Vieux Collonges und scheint primitiver zu sein (± Fehlen der Ectolophe). Leider läßt das geringe Material von Petersbuch 41 keine genaueren Aussagen zu.

Eine Vermischung der Spaltenfüllungen konnte innerhalb der definierten Spaltenbereiche bei Petersbuch 31 „Liegendes" und Petersbuch 39 nicht festgestellt werden. Der Spaltenkomplex zeigt, soweit bisher erkennbar, ein gleiches stratigraphisches Niveau, obwohl hinsichtlich der Sedimentausbildung und der Faunenzusammensetzung Unterschiede bestehen. Die Fauna von Petersbuch 41 mit *Megacricetodon lappi*, *Megacricetodon minor* und *Cricetodon* aff. *meini* ist in die Zone MN 5 einzustufen. Eine geringfügige Durchmischung der Karstfüllung durch Umlagerung ist am Fund eines Zahnes von *Melissiodon* cf. *dominans* dokumentiert.

Das Sediment von Petersbuch 31 „Liegendes" ist ein hellbrauner, homogener Lehm mit hohem Anteil von cm-großen Karbonaten (Höhlensinter) und kleinen Phosphoritschwarten. Die Fauna setzt sich im wesentlichen aus *Prolagus oeningensis* und massenhaft auftretenden Fledermaus-Resten zusammen. Es ist anzunehmen, das es sich bei der Chiroptera-Vergesellschaftung z.T. um eine allochthone Fauna handelt. Der obere Bereich dieser Fundstelle (Petersbuch 31) ist inhomogen und setzt sich aus hellbraunen, grünen und blaugrauen Lehmen zusammen. Dieses gut geschichtete Sediment ist stellenweise von horizontalen Sinterkrusten durchzogen. Dieser Spaltenbereich lieferte eine jüngere Fauna (*Collimys transversus*, *Cricetodon sansaniensis*, *Megacricetodon similis*, *Megacricetodon* aff. *minor*, *Megacricetodon gregarius*, *Democricetodon mutilus*, *Democricetodon freisingensis* und *Eumyarion* cf. *latior*), welche in die Säugerzone MN 7 zu stellen ist. Die Fauna des tieferen Spaltenbereiches mit ausschließlich Kleinsäugerresten ist sicherlich auf eine Anreicherung durch Raubvogelgewölle zurückzuführen, wogegen in den höheren Spaltenbereichen die biogene Vorsortierung nicht in diesem Umfang stattgefunden hat.

Das Sediment von Petersbuch 39 ist inhomogen und gut geschichtet, es treten rotbraune, braune und graue Lehme mit Kalzitkrusten auf. Die „natürliche" Häufigkeitsverteilung von Klein- und Großsäugerreste läßt auf einen anderen Verfüllmodus im Vergleich zu Petersbuch 31 „Liegendes" schließen. Das Auffinden von zusammenhängenden Skelettresten deutet auf einen schnellen postmortalen Eintrag der Kadaver hin. Eine Anreicherung durch Gewölle fand zusätzlich statt.

Das „gehäufte" Auftreten von *Mixocricetodon dehmi* an diesen Fundstellen ist im Gegensatz zu seinem Vorkommen in Molassefaunen sicherlich mit der höheren „Fossildichte" in Karst-

füllungen zu erklären. Das Verhältnis von *Mixocricetodon* zu *Cricetodon* beträgt ca. 1:70 in der Fauna von Petersbuch 39. Möglicherweise ist auch eine biotopspezifische Anpassung für seine Häufigkeit im Karstgebiet verantwortlich. Hierfür spricht auch das Vorhandensein von ausgeprägten Querspornen und eine z.T. ausgeprägte Schmelzrunzelung, bzw. die Style/ Stylide, als eine funktionsmorpohologische Anpassung an ein spezielles Nahrungsangebot, wie dies auch bei *Cricetodon bolligeri* gedeutet wurde.

Literatur

Aguilar, J.P.et al. 1982 : Les rongeurs de Castelnou 6 (Pyrénées-orientales, France) et les corrélations entre faunes ibériques et francaises au Miocène moyen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **192:** 109–131, 7 Abb., Stuttgart.

Bolliger, Th. & Rummel, M., 1994 : Säugetierfunde aus Karstspalten – Die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Petersbuch, Südliche Frankenalb (Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34:** 239–264, 6 Abb., 2 Taf., München.

Boon, E. 1991 : Die Cricetiden und Sciuriden der Oberen Süßwassermolasse von Bayerisch-Schwaben und ihre stratigraphische Bedeutung: – Inaugural-Diss. der Univ. München, 1–143, 33 Abb., 18 Tab., München.

Bruijn, H.de, Fahlbusch, V., Sarac, G. & Ünay, E., 1993 : Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part III. The genera *Deperetomys* and *Cricetodon* with a discussion of the evolutionary history of the Cricetodontini. – Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. **96:** 151–216, 19 Taf., 3 Abb., Amsterdam.

Dehm, R., 1960 : Zur Frage der Gleichaltrigkeit bei fossilen Säugerfaunen. – Geol. Rundsch. **49:** 36–40, 2 Abb., Stuttgart.

Dehm, R., 1961 : Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. – Mitt. Bayer. Staatsslg Paläont. hist. Geol. **1:** 57–72, 1 Abb., München.

Dehm, R., 1978 : Neue tertiäre Spaltenfüllungen im Süddeutschen Jura. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **18:** 289–313, 4 Abb., München.

Dienemann, A. 1986 : Die Gattungen Eucricetodon und Pseudocricetodon (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – Diss. LMU München, 1–258, 6 Taf., 82 Abb., München.

Fahlbusch,V., 1964 : Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süsswasser-Molasse Bayerns. – Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Kl. **118:** 1–136, 67 Abb., 7 Taf., München.

Fahlbusch,V. & Wu, W-Y., 1981 : Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **21:** 115–119, München.

Fejfar, O., 1974 : Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. Palaeontographica, **146:** 100–180, 1 Taf., 35 Abb., 2 Beil., Stuttgart.

Freudenthal, M., 1963 : Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. – Doktorarbeit der Rijksuniversiteit zu Utrecht, Wageningen; in: Beaufortia, Zool. Mus. Amsterdam, **119,** vol. 10: 1–302, 1–107, Taf 1, 38 Fig.,

Freudenthal, M. (Ed.), 1988 : Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain). – Scripta Geol., Spec. Issue, **1:** Leiden.

Freudenthal, M., Hugueney, M & Moissenet, E., 1994 : The genus *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Mammalia) in the Upper Oligocene of province of Teruel (Spain). - Scripta Geol., **104:** 57–114, 5 Taf., Leiden.

Hartenberger, J.-L. & Crusafont, M., 1979: Rongeurs Miocènes dans le Valles-Penedes. 1. Les rongeurs de Can Ponsic I. – Palaeovertebrata **9:** 1–15, 3 Abb., Taf. 1–2, Montpellier.

Heissig, K. 1986 : No effect of the Ries impact event on the local mammal fauna. – Modern Geology, **10:**171–179, U. K.

Heissig, K., 1989 : Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. Geologica Bavarica **94:** 239–257, 5 Abb., München.

Kristkoiz, A., 1991 : Zahnmorphologische und schädelanatomische Untersuchungen an Nagetieren aus dem Oberoligozän von Gaimersheim (Süddeutschland). – Inaugural-Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München, 1–172, 3 Taf., 87 Abb., München.

Mein, P., 1958 : Les mammifères de la faune siderolithique de Vieux-Collonges. - Nov. Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon **5:** 1–122, 172 Abb., Lyon.

Mein, P. & Freudenthal, M., 1971: Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 1: Le genre *Cricetodon* Lartet 1851. – Scripta Geologica **5:** 1–51, 6 Taf., 13 Abb., Leiden.

Rummel, M., 1995 : *Cricetodon bolligeri* n. sp. ein neuer Cricetide aus dem Obermiozän von Petersbuch bei Eichstätt. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **35:** 109–123, 8 Abb., 1 Taf., München.

Schaub, S. & Zapfe, H. 1953 : Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). Simplicidentata. - Sitzber. österr. Akad. Wiss., math.- naturw. Kl., **162:** 181–215, 5 Abb., 3 Taf., Wien.

Schötz, M., 1993 : Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. **33:** 9 Abb., 9 Taf., München.

Sesé, C., 1987 : *Eucricetodon* and *Melissiodon* (Cricetidae, Rodentia) from the Ramblian and Lower Aragonian of the Calamocha area (Calatayud-Teruel Basin, Spain). – Scripta Geol. **83:** 1–17, 4 Abb., 2 Taf, Leiden.

Ünay, E., 1980 : The Cricetodontini (Rodentia) from the Bayraktepe section (Canakkale, Turkey). Proc. Kon. Akad. Wetens., **83:** 399–418, 1 Tab., 4 Taf., Amsterdam.

Ünay, E., 1981 : Middle and upper Miocene rodents from the Bayraktepe Section (Canakkale, Turkey). Proc. Kon. Akad. Wetens., **84:** 217–238, 4 Abb., 4 Taf., Amsterdam.

Ünay, E., 1990 : *Turkomys pasalarensis* Tobien, its range of variation in the locality at Pasalar, Turkey. - Journal of Human Evolution **19:** 437–443, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf., London, New York.

Ünay, E., 1996 : On fossil Spalacidae (Rodentia). – in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W., 1996 : The evolution of western eurasien neogene mammal faunas. – Columbia University Press, N. Y.

Wood, A.E. & Wilson, A.W., 1936 : A suggested nomenclature for the cusps of cheek teeth of rodents. – Journ. Paleont. **10:** 388–391, 2 Abb., Menasha.

Wu, Wenyu, 1982 : Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana **9:** 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf., München.

Zapfe, H., 1949 : Eine mittelmiozäne Säugetierfauna aus einer Spaltenfüllung bei Neudorf an der March (CSR). – Österreichische Akademie der Wissenschaften **7:** 173–181, Wien.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V., 1986 : Kleinsäuger - Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana **14:** 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf., München.

Tafelerläuterung

Tafel 1

Mixocricetodon dehmi n. gen., n. sp.

Fig. 1a : Holotyp, dex. Unterkiefer mit m1-m3 (BSP 1997 I 1), Aufsicht, ca. 2,5 x
Fig. 1b : Holotyp, m1-m3, Aufsicht, ca. 7,5 x
Fig. 1c : Holotyp, lingual, ca. 2,5 x
Fig. 1d : Holotyp, labial, ca. 2,5 x
Fig. 2 : Paratyp, sin. Oberkiefer mit M1-M3, (BSP 1997 I 2), Aufsicht, ca. x 6,3

M. RUMMEL: *Mixocricetodon dehmi*

Tafel 1

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	95–118	München, 15. 12. 1997

Fossil wood from Allan Hills and Litell Rocks, Victoria Land, Antarctica

Alfred Selmeier*)

With 22 text-figures and 1 table

Abstract

Permineralized wood from Allan Hills (Allan Nunatak), South Victoria Land, Antarctica, is anatomically described as *Araucarioxylon allanii* (Kräusel) Maheshwari (1972). Only secondary wood is preserved without pith, primary xylem or cortex. Crushed growth rings and wood distortion are obvious the result of mechanical compaction during diagenesis. So far, only two publications are known about fossil wood specimens, collected at Allan Hills (Kräusel 1962, Maheshwari 1972).

A fossil wood from Litell Rocks, Rennick Glacier, North Victoria Land, collected during the Antarctic summer 1982/83, is insufficiently preserved in its anatomical structure.

Kurzfassung

Mineralisierte Holzreste aus Allan Hills (Allan Nunatak), Süd Victoria Land, Antarktis, werden xylem-anatomisch anhand von Dünnschliffen als *Araucarioxylon allanii* (Kräusel) Maheshwari (1972) bestimmt. Die Publikationen von Kräusel (1962) und Maheshwari (1972) waren bisher die einzigen anatomischen Untersuchungen an fossilen Holzfunden aus dem Gebiet von Allan Hills.

Ein mineralisiertes Holz, gefunden im antarktischen Sommer 1982/83 in Litell Rocks, Rennick Gletscher, Nord Victoria Land, ist für eine nähere Bestimmung anatomisch unzureichend erhalten.

Contents

1. Introduction 96
2. Mineralized wood from Allan Hills 97
2.1 Anatomical description 99
2.2 Affinities 104
3. Mineralized wood from Litell Rocks 109
3.1 Anatomical description 109
4. Fossil wood from Antarctic and Gondwana 112
5. Acknowledgements 114
6. References 115

*) Prof. Dr. A. Selmeier, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München, Germany

1. Introduction

Only 2 % of the Antarctic continent´s bedrock is not covered by ice and thus accessible to surface examination (TINGEY 1991a, b).

Several fossil plant remains were collected by the German Antarctic North Victoria Land Expedition, GANOVEX IV, during Antarctic summer 1984/85 (TESSENSOHN & MÄDLER 1987). The plants are preserved as impressions in black shales (e.g. Equisetaceae/*Neocalamites* sp., Glossopteridales/*Glossopteris* sp., *Liquifolium* sp., Corystospermaceae/*Dicroidium odontopteroides*).

The Transantarctic Mountains form the oldest part of mobile West Antarctica, which borders the old Precambrian shield of East Antarctica at its Pacific edge (TESSENSOHN et al., 1981). The metamorphosed basement rocks of the Transantarctic Mountains are overlain by generally flat lying, non-marine cover rocks, predominantly sediments of the Beacon Supergroup. In South Victoria Land the Beacon Supergroup is subdivided in (a) a lower part of plant and fish-bearing Uppper Devonian sediments, (b) a central part of plant-bearing Permian sediments, (c) an upper part of plant-bearing Triassic sediments (TESSENSOHN & MÄDLER 1987). Late in the Permian, sedimentation in Victoria Land appears to have become geographically isolated from the Central Transantarctic Mountains (TINGEY 1991 b).

In North Victoria Land (fossil wood site of Litell Rocks) lithostratigraphic units are difficult to correlate because of the lack of a complete vertical section (COLLINSON 1989). The primary means of correlating sedimentary rock sequences in Antarctica of Late Paleozoic to Early Mesozoic age are predominantly fossil plants. More data on geological problems of Victoria Land (e.g. Allan Hills) are compiled in numerous papers (e.g. CRADDOCK 1982, FUDALI & SCHUTT 1984, GRAHAM & ANNEXSTAD 1989, SCHULTZ & ANNEXSTADT 1984).

The mineralized wood samples, collected during Antarctic summer 1984/85 at Allan Hills, South Victoria Land, are probably of Permian age.

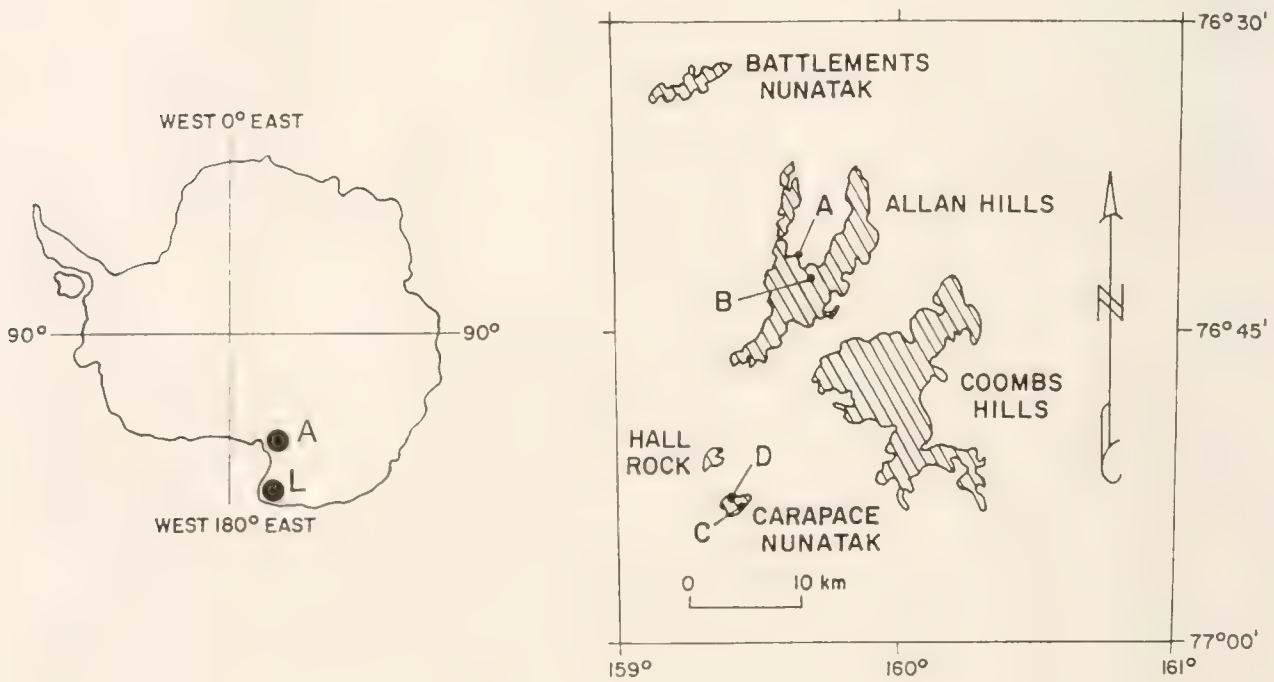


Fig. 1. Two fossil wood sites, (A) Allan Hills and (L) Litell Rocks, Victoria Land, Antarctica. R i g h t : Nunatac Allan Hills and adjacent area. A-D of inset map are basalt localities. – After HULL, SUTTER & BORNS 1982.

The fossil wood remains from Litell Rocks (Rennick Glacier) were collected by the German Antarctic North Victoria Land Expedition GANOVEX III, during Anatarctic summer 1982/83, geological age Permo-Triassic Beacon Supergroup.

The thin-section slides from the wood remains of Allan Hills and Litell Rocks described below are deposited in the Bavarian State Collection, Munich.

2. Mineralized wood from Allan Hills

The post-Beacon Supergroup stratigraphy is relatively simple (Hall, Sutter & Borns, 1982). The lowest part of the sequence is exposed at Allan Hills (Allan Nunatak), South Victoria Land, Antarctica. An erosion surface with minimum relief of 50 m is cut into Beacon rocks at least as young as Permian. This surface is overlain in post-Beacon erosional valleys by

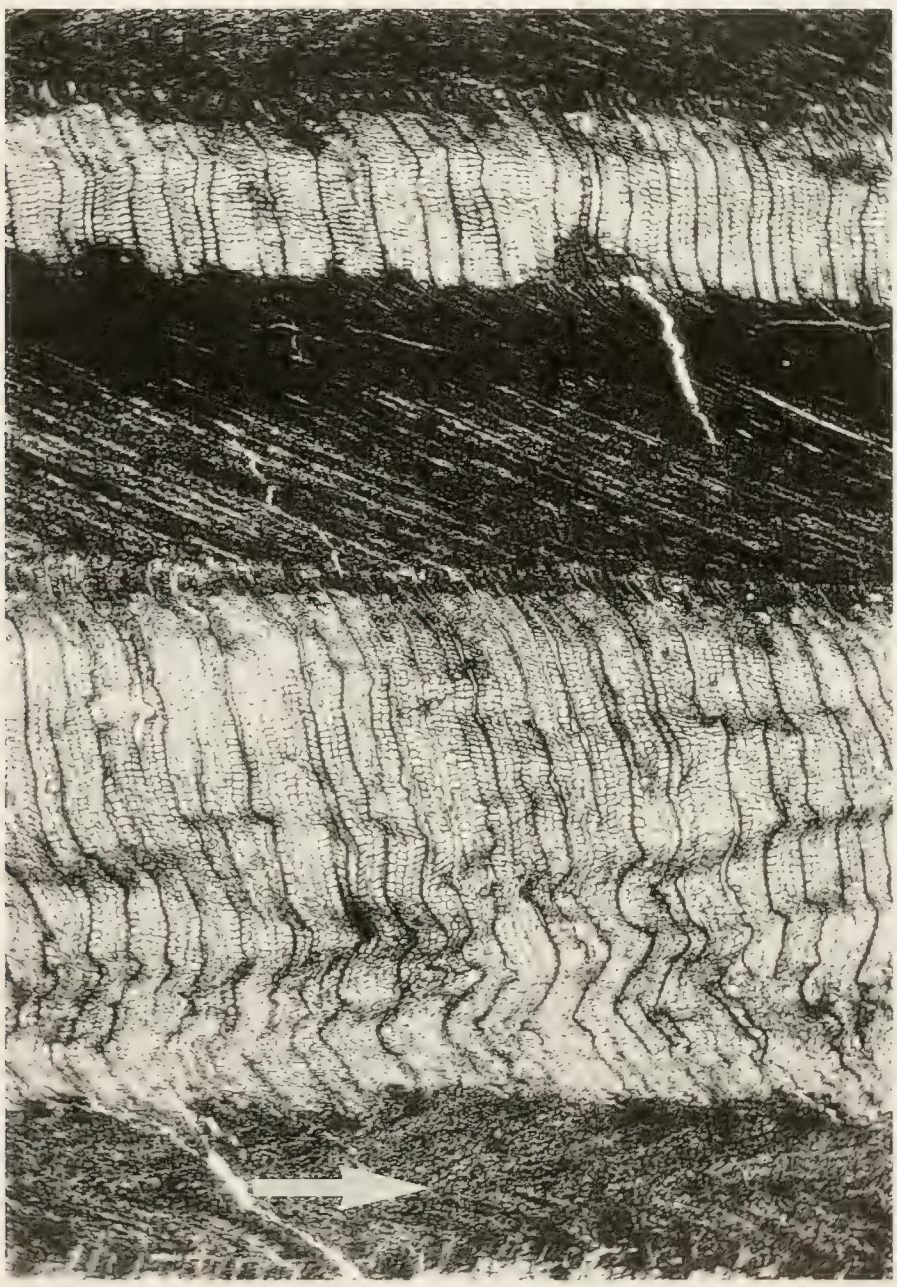


Fig. 2. Transverse section showing distorted rays and regions where the wood appears in a zig-zag pattern (arrow) due to compression of tracheids. x 25.

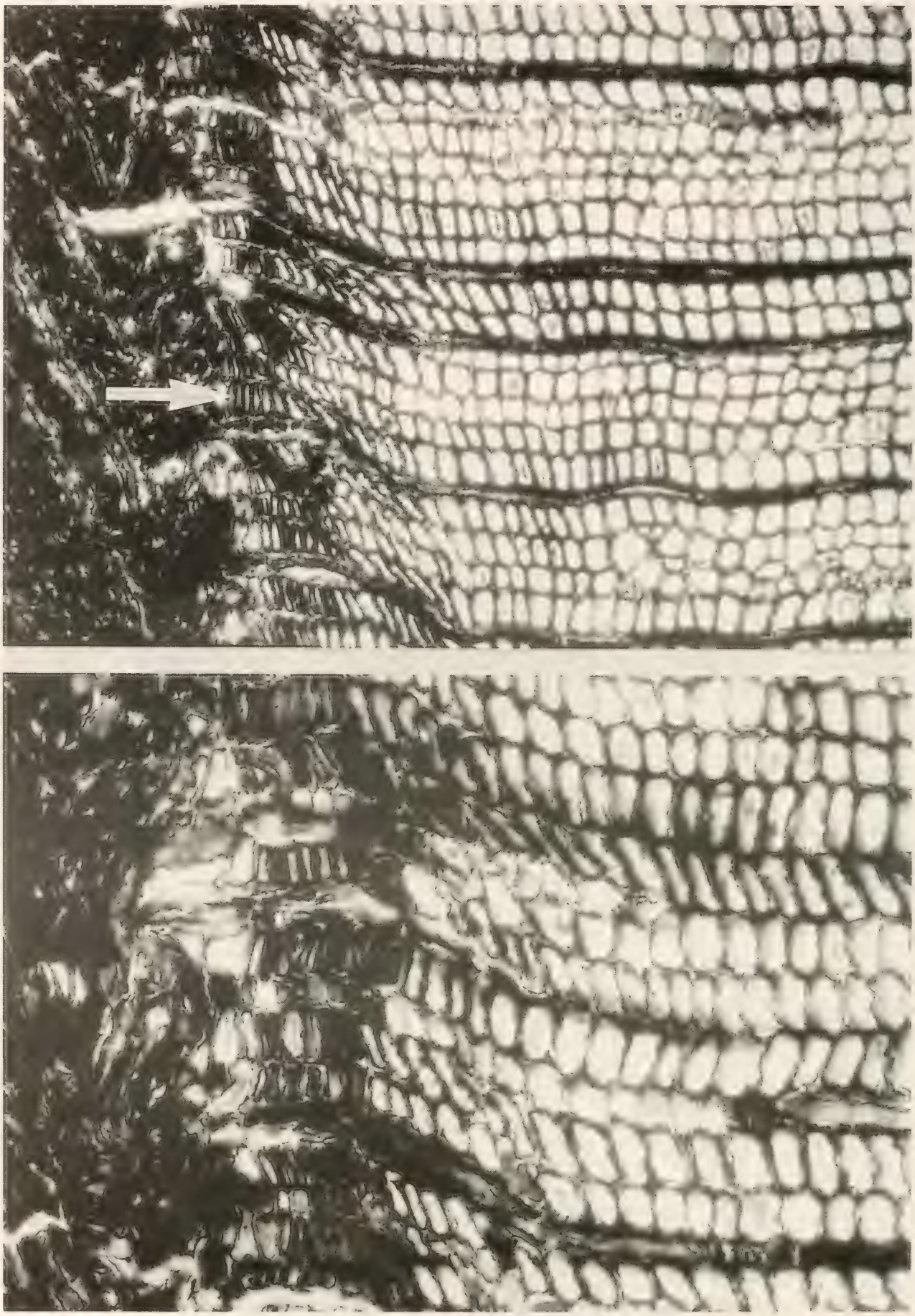


Fig. 3. Transverse sections with a growth ring boundary. Radial flattened thick-walled late wood tracheids (arrow) and adjacent crushed early wood cells. x 115/180.

sandstone and conglomerate. Extrusive and intrusive basalt and dolorite are common at Allan Hills. Igneous activity younger than the Beacon Sandstone (Triassic and older) is recorded in the Allan Hills-Carapace Nunatak area. Radiometric ages, K-Ar whole-rock data, obtained from basalt flows in the Allan Hills-Carapace Nunatak area: apparent age 185-152 (m.y.).

Fossil plants and invertebrates from the Allan and Carapace Nunataks have been described or discussed by PLUMSTEAD (1962), KRÄUSEL (1962), TOWNROW (1967) and others.

2.1 Anatomical description

Genus *Araucarioxylon* KRAUS 1870

Araucarioxylon allanii (KRÄUSEL) WAHESHWARI 1972

1962 *Dadoxylon allani* KRÄUSEL, in PLUMSTEAD, Trans-Antarctic Expedition 1955–1958, Sci. Rept., Geol., no. 9, p. 138, pl. 27, figs. 16–21, pl. 28, figs. 23-25.

Holotype: – Specimen 690/3

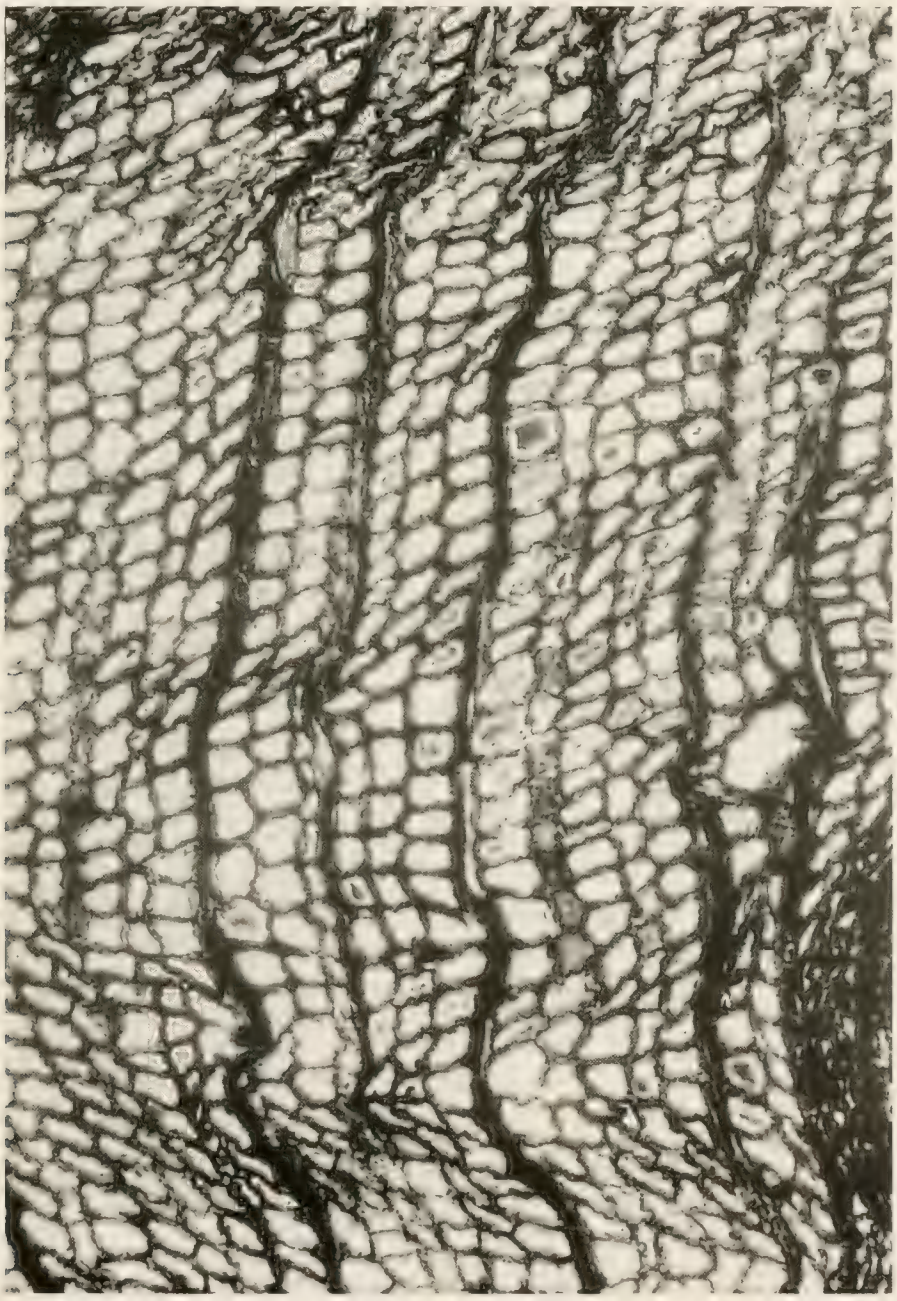


Fig. 4. Transverse section showing some crushed cells, distorted rays and radial rows of tracheids. x 115.

Type locality: Coal beds of Allan Nunatak I, South Victoria Land, near the head of the Mackay Glacier, NW of Tent Peak, 76°, 43´ S, 159°, 45´ E, Ross Sea area, Antarctica; estimated age: Permo-Carboniferous; collectors: B. GUNN and E. WARREN.

1972 *Araucarioxylon allanii* (KRÄUSEL) comb. nov., WAHESHWARI, Palaeontographica, B, **138**, p. 23, pl. 3, figs. 1-3, pl. 4, figs. 1-5, text-fig. 9.

Material: Five specimens; four specimens come from the vicinity of the type locality Allan Nunatak I.

Minute anatomy

Growth rings present, about 12 growth rings crushed (Fig. 2), only two growth rings, 1,8 and 3 mm wide, are distinctly preserved; approximately 8 - 12 thick-walled and radially flattened latewood tracheids versus thin-walled early wood tracheids (Fig. 3). In some sections examined, the early wood tissue or many individual wood cells are crushed and partly

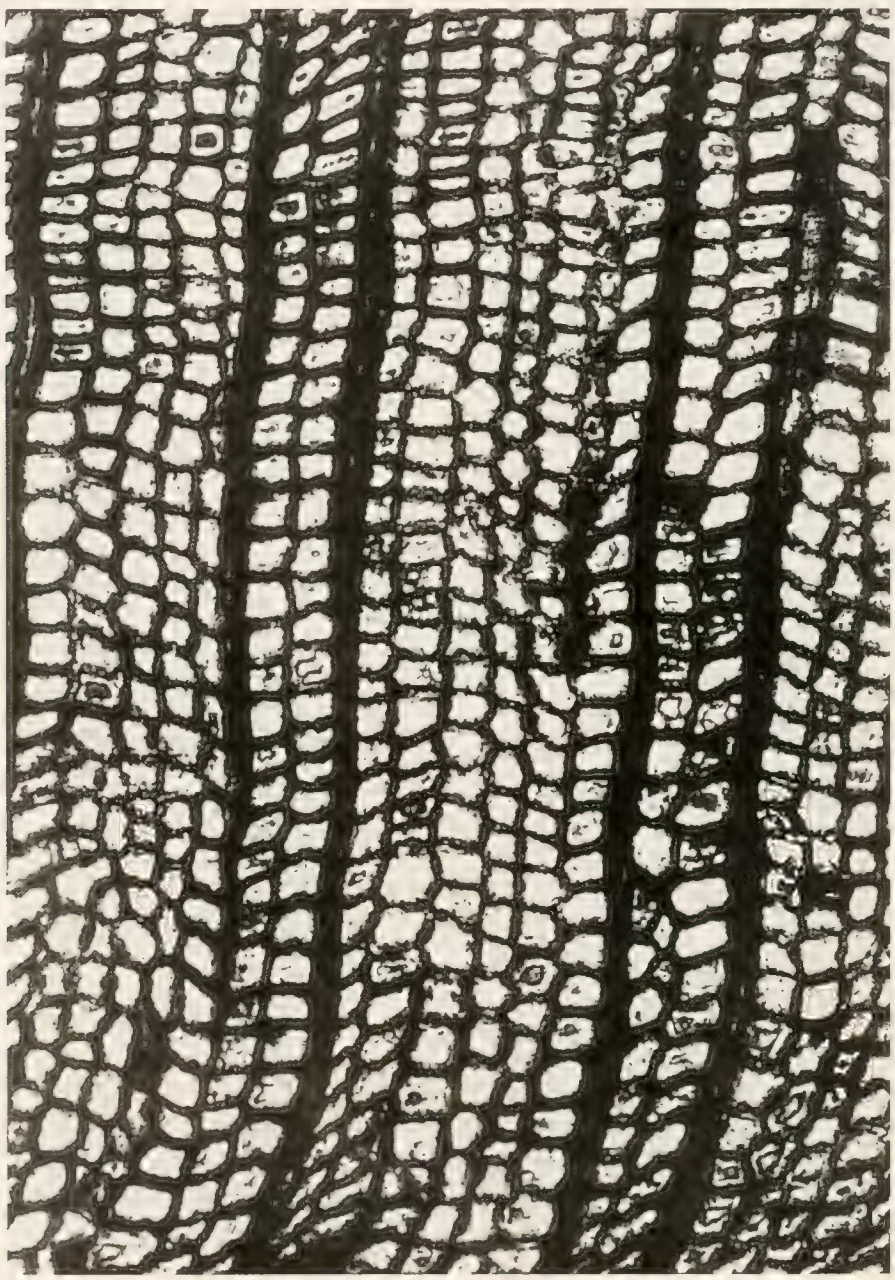


Fig. 5. Transverse section showing square-rectangular and polygonal tracheids. x 125.

extensively distorted. There are regions where the wood appears in a zig-zag pattern due to compression of the tracheids (Fig. 2). In some regions tissue is so extensive distorted that it is impossible to identify the cell walls (Fig. 2, 3).

T r a c h e i d s in cross section (Fig. 4, 5, 6) are square-rectangular or polygonal, (22-37µm) x (17-50 µm) in diameter, radial flattened late wood tracheids e.g. 11 x 38 µm (Fig. 3); approximately (tang.) 52 x (rad.) 78 tracheids per square millimetre; (1) - 2 - 5- (6 - 9) tracheid rows between two rays, 120 accounts (cross section): 1 (10), 2 (20), 3 (32), 4 (23), 5 (16), 6 (10), 7 (6), 8 (2), 9 (1); tracheid walls 5 - 6 µm thick. The tracheidal walls have decayed to a great extent, but the bordered pits are partly preserved in transverse section (Fig. 6). The length of the tracheids is difficult to mesure due to poor preservation.

A x i a l p a r e n c h y m a is not present.

R a y s are homocellular, uniseriate, partly bi- and triseriate (Fig. 7-11), rays (2)-16-21-(33) cells high and (60-836 µm, mean 210-436 µm) in height. In tangential section, the ray

Fig. 6. Transverse section with two rays and tracheids. Small photograph: thin cell walls due to decomposition in *Dadoxylon allani* (Kräusel 1962). x 250/250.

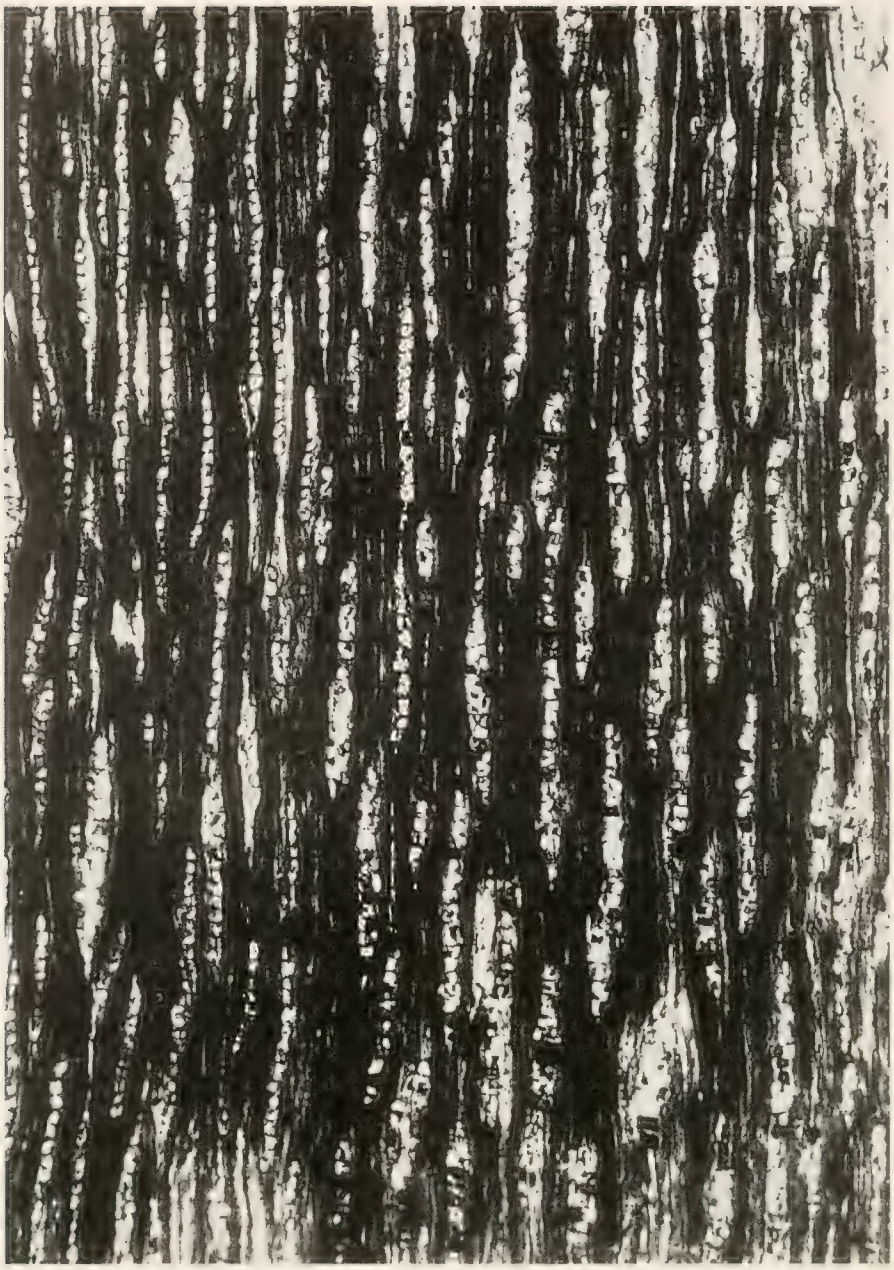


Fig. 7. Tangential longitudinal section through the secondary xylem showing homocellular rays. x 55

parenchyma cells are ovale, usually higher than broad, cells in the center of the ray are partly barrel-shaped, end cells of the rays (tangential view) are often triangular with rounded corners, e.g. 48 µm high and 36 µm broad (Fig. 10, 11). In radial section the homocellular nature of the rays is obvious. Cells appear rectangular in outline (Fig. 14). Rays 12 - 14 - (16) per mm, determined from tangential section.

P i t s on the radial walls of the tracheids are bordered, separate or contiguous, 1 - 2 - (3) seriate (Fig. 12); a radial wall (30 µm wide) with small, circular, uniseriate and separated bordered pits (e.g. 7,5 µm in diameter); multiseriate bordered pits are predominantly alternate and hexagonal (about 10 µm in diamter), partly opposite (Fig. 13), apertures of the bordered pits approximately 3,5 µm. The inner apertures are partly elliptical, but this is probably an artifact caused by distortion of circular apertures when the xylem was compacted. There are no pits on the tangential walls of the tracheids.

C r o s s - f i e l d p i t s are subcircular to oval in shape, in twenty different cross-fields are 2 - 3 - (4 - 6) pits preserved, pits about 5 - 6 µm in diameter. All cross-field pits appear to be simple (Fig. 14).

Fig. 8. Tangential longitudinal section with homocellular predominantly uniseriate rays. x 115.

D i a g n o s i s : Growth rings present; tracheids in transverse section square-rectangular or polygonal, mostly 2 - 5 tracheid rows between two rays; axial parenchyma absent; bordered pits on radial walls separate or contiguous, 1-2-(3)seriate, partly opposite; rays homocellular, 1-2-(3)seriate, 2-33 cells high, 12-16 per mm; cross-field pits simple, number 2-6.

C o l l e c t i o n l o c a l i t y : Allan Hills, South Victoria Land, German Antarctic Expedition 1984; five fossil wood specimens handed over (1987) from Prof. Dr. F. SCHULTZ, Max-Planck-Institute for Chemistry (Otto-Hahn-Institute), Mainz, Germany (Personal letter from 23. 02. 1987). No further details are available.

E s t i m a t e d a g e : Permo-Carboniferous, Beacon Supergroup.

M a t e r i a l : Five dark specimens and 12 thin-section slides with Inventar-No. BSP 1997 I 11.

2.2 Affinities

Only secondary xylem is preserved, wood tissue homoxylous, pycnoxylic; pith, primary xylem, phloem or cortex unknown; apparently wood from decorticated trunks or branches.

The present specimen from Allan Hills agrees remarkably well with the wood remains from the coal beds of Allan Nunatak (KRÄUSEL 1962; MAHESHWARI 1972). The anatomical characters seem to fall within the known range of variation of secondary wood tissue (Tab. 1). Structural features of the specimen (BSP 1997 I 11) indicate that its closest approach among the fossil woods is with the wood-type of *Araucarioxylon*, especially with *Araucarioxylon allanii* (KRÄUSEL) MAHESHWARI (1972).

The fossil wood under consideration has (crushed) growth rings (CREBER 1972), square-rectangular or polygonal tracheids in cross section, mostly 2-5 tracheid rows between two rays, 1-2-(3)seriate rays, bordered pits on the radial walls and simple cross-field pits. It is obvious that the wood distortion (crushed growth rings) is the result of mechanical compaction during

Fig. 9. Tangential longitudinal section with partly biseriate rays. x 125.

diagenesis. Crushed and compressed bands of cells have been reported on other fossil Antarctic woods (e.g. KRÄUSEL 1962, MAHESHWARI 1972, DEL FUEYO et al. 1995, Fig. 4). Fungal hyphae, common within tracheids in Lower Cretaceous conifer wood of Antarctica (JEFFERSON 1987, Fig. 12) are absent in the wood from Allan Hills.

The anatomical features between the specimen (BSP 1997 I 11) and the holotype *Dadoxylon allani* 1962 (specimen 690/3) are n e a r l y i d e n t i c a l . Square-rectangular tracheids in transverse section (Fig. 6), 1-2seriate rays in tangential section (Fig. 11) and especially the shape of simple cross-field pits (Fig. 14) can be compared side by side photographically (KRÄUSEL 1962/specimen BSP 1997 I 11).

All cross-field pits, partly poorely preserved, appear to be simple (Fig. 14). The most fundamental difference between simple and bodered pits is that in the bordered pit the secondary wall arches over the pit cavity (ESAU 1953; GOTHAN 1905; MARGUERIER 1977). In specimen (BSP 1997 I 11) no such overarching can be observed in the cross-field pits. Cross-field is a term of convenience for the 'box-shaped area' (Fig. 14), deliminated by the intersecting walls of a longitudinal tracheid and a ray parenchyma (WHEELER & BAAS 1994).

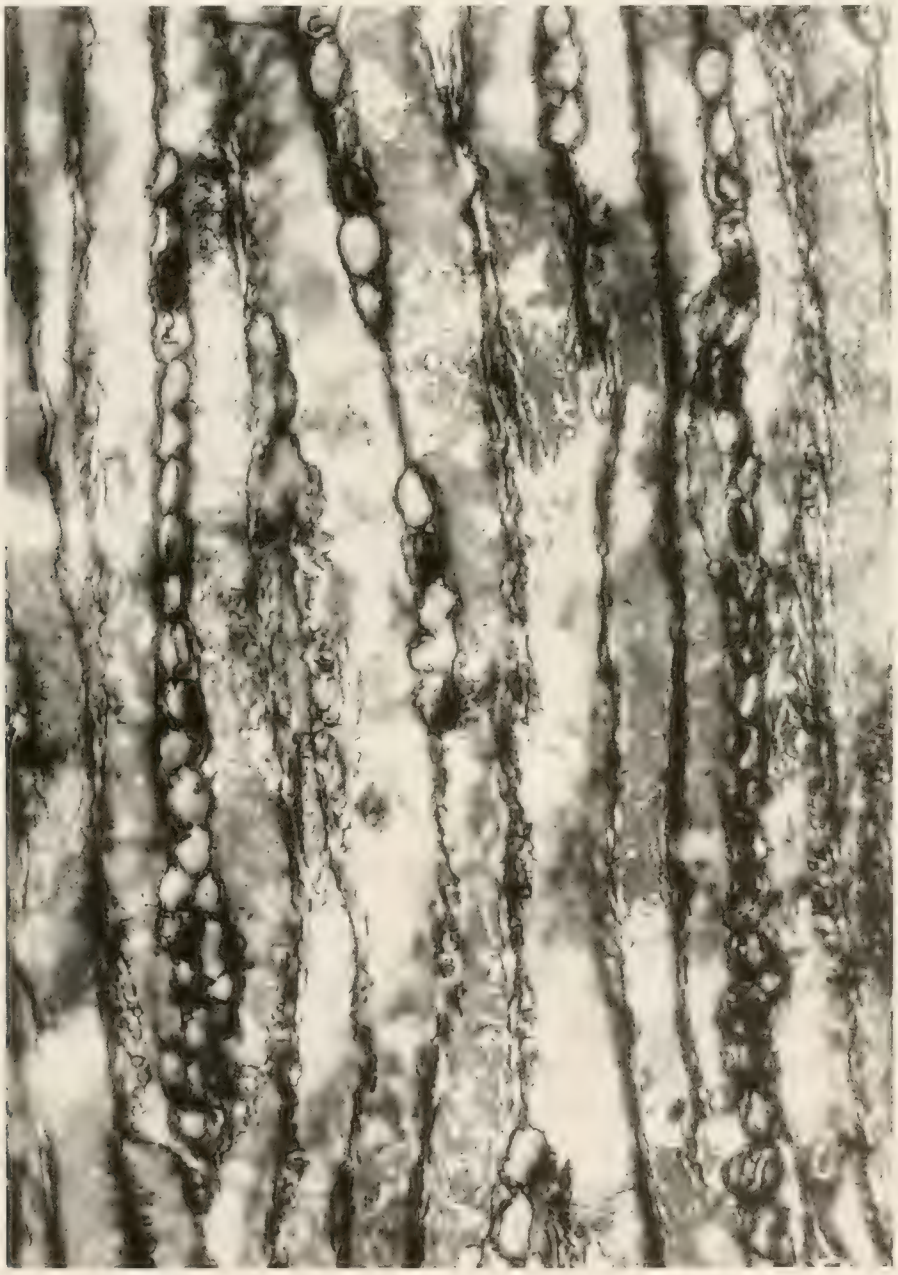


Fig. 10. Tangential longitudinal section showing uniseriate rays and a ray with a triseriate section. x 180.

Fig. 11. Tangential longitudinal section with a single biseriate ray. Small photograph: a single ray from *Dadoxylon allani* (KRÄUSEL 1962). x 250/250.

According to TRUSWELL (1991) the genus *Araucarioxylon* may represent glossopterid trunks, a common component of Antarctic Permian assemblages (*Glossopteris*-dominated vegetation). During the last decades, there has been a steady flow of papers on the paleobotany of Antarctica and India (BOSE et al. 1989; STEWART & ROTHWELL 1993). Megafossil assemblages range in age from Lower Permian to Lower Cretaceous. Triassic remains were reported from Allan Nunatak by RIGBY & SCHOPF (1967) and TOWNROW (1967). The first Permian plant fossils from Allan Nunatak, now Allan Hills, are obvious the above mentioned wood remains (KRÄUSEL 1962; MAHESHWARI 1972). Paleoenvironmental indicators and ecology of Permian/Triassic woods and petrified forests from the Transantarctic Mountains have been investigated (CUNEO et. al. 1991; JEFFERSON & TAYLOR 1983).

Wood of the genus *Araucarioxylon* has been of littel use in evolutionary interpretation since it is similar to that of cordaites, in particular the genus *Dadoxylon* (STOCKEY 1982: 150). Wood assigned to the genus *Araucarioxylon* is reported from the Lower Carboniferous to the

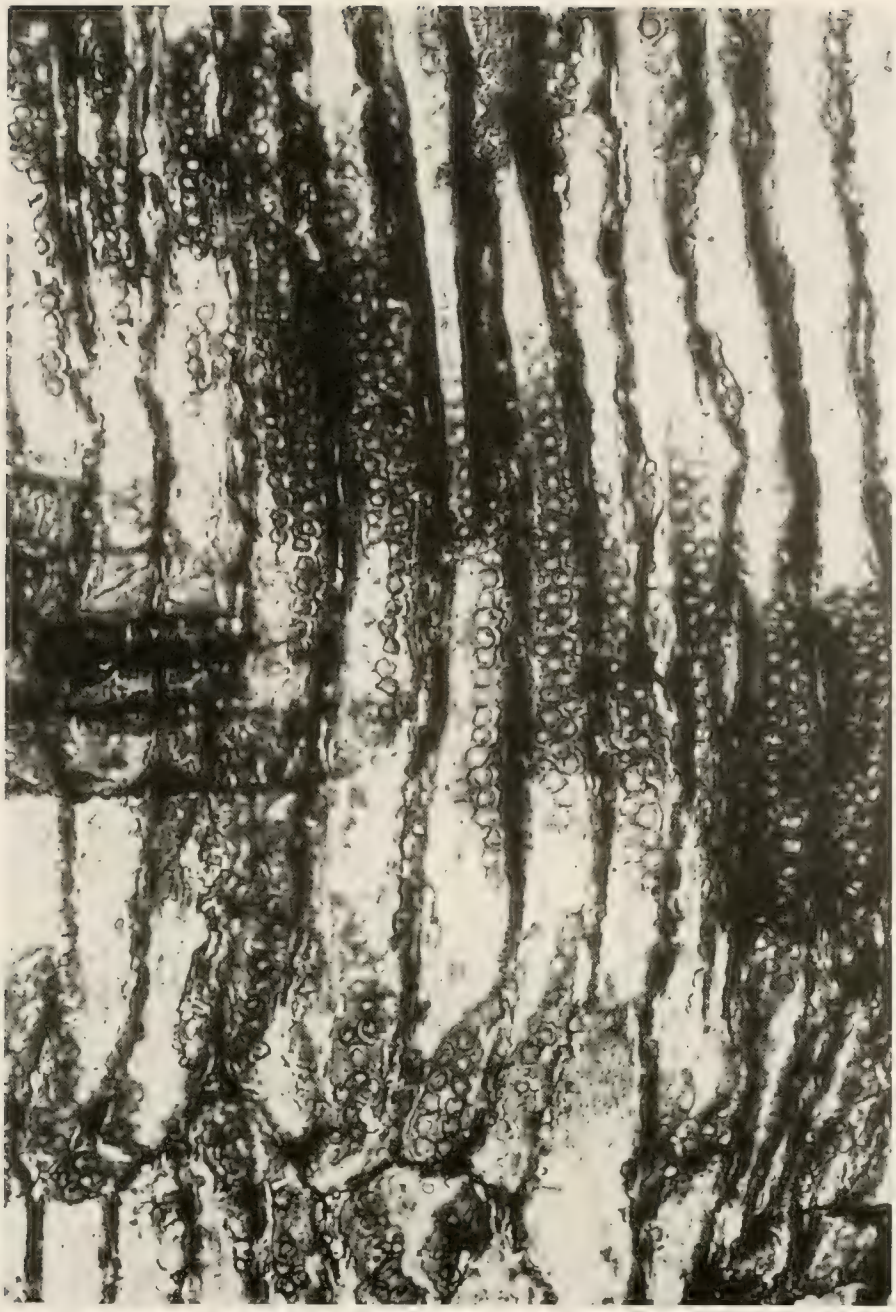


Fig. 12. Radial longitudinal section showing radial walls with bordered pits. x 250.

Tertiary. Fossil woods occur (a) in the form of secondary wood fragments, (b) in form of trunk fragments with preserved pith, primary and secondary xylem. Classification of Palaeozoic pycnoxyl woods, identified only on features of secondary wood structure, suggested by LEPEKHINA (LEPEKHINA & YATSENKO-KHMERLEVSKY 1966; LEPEKHINA 1972: 53): (1) *Araucarioxylon* KRAUS, (2) *Prototaxoxylon* KRÄUSEL & DOLIANITI, (3) *Baieroxylon* GREGUSS, (4) *Protophyllocladoxylon* KRÄUSEL, (5) *Platyspiroxylon* GREGUSS. To those five taxa about 20 additional wood-types have been classified (LEPEKHINA 1972:54). According to DEL FUEYO et al. (1995: 119) these artificial systems do nothing to improve our understanding of plant groups through time.

Table 1. Anatomical comparison of fossil wood from Allan Hills, Antarctica.

Species & Reference	Age & Locality	Stem diameter (cm)	Rays width / height (# of cells)	Axial parenchyma
Dadoxylon allani Kräusel 1962	Permo-Carboniferous Allan Nunatak I	?	mostly uniseriate (1-12)	absent
Araucarioxylon allanii Waheshwari 1972	Permian, vicinity of Allan Nunatak I	?	uni-/biseriate (1–27)	absent
Araucarioxylon allanii 1997	? Permo-Carboniferous Allan Hills	?	uni-/bi -(tri)-seriate (1–33)	absent

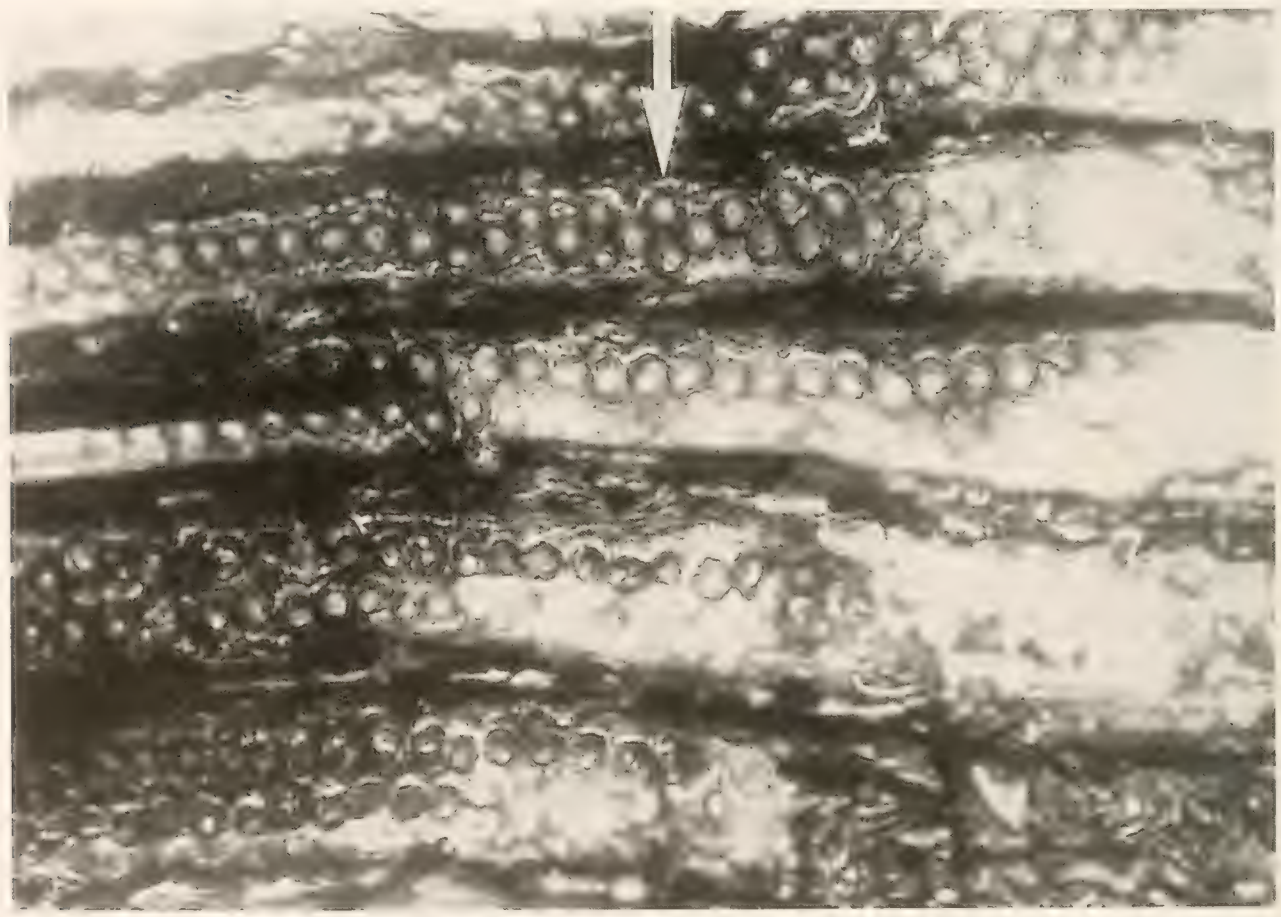


Fig. 13. Radial longitudinal section showing radial walls (a) with single rows of bordered pits, (b) with alternate or opposite (arrow) arrangement. x 250.

(Table 1 continued)

Tracheids in cross section			Bordered pits on radial walls			Cross-field pits			
shape	wall thick (µm)	diam. (µm)	shape	arrangement	diam. (µm)	no./ field	shape	diam. (µm)	inner aperture
square-rectangular	?	?	roundish-hexagonal	uni-/bi-/tri-, seriate, isolated, alternate	?	1-6-(8)	roundish-oval	?	simple
square-rectangular	?	?	circular, hexagonal	separate, contiguous, alternate, subopposite	?	2-6-(12)	subcircular to oval	?	simple
square-rectangular	5-6	max. 37x50	circular, hexagonal	separate, contiguous, alternate, opposite	7-10	2-6	subcircular to oval	5-6	simple

3. Mineralized wood from Litell Rocks

Litell Rocks is an ice-free area within the huge Rennick Glacier covering approximately 50 km² (Duphorn 1981). Litell Rocks, the largest nunatak in the Rennick Glacier, is situated midway between the Bowers Mountains to the east and the northern edge of the Morozumi Range to the west (Fig. 15). The Rennick Glacier surface near Litell Rocks lies between 200 and 400 m above sea level. Litell Rocks is a nunatak landscape of selective glacial erosion and drumlinization. More details and results of physiographical and glacio-geological research have been obtained during GANOVEX 1979/80 (Duphorn 1981).

3.1 Anatomical description

In all of the dark thin slides studied, only secondary xylem is preserved without pith, primary xylem or cortex.

Tracheids in transverse section are generally in an extremly poor state of preservation, partly square-rectangular, probably 2-9 tracheid rows between two rays (Fig. 16). The tracheid walls have decayed to a great extent (Fig. 17). Rays and tracheids in tangential view distorted (Fig. 18). Radial walls of the tracheids with bordered pits, uni- and biseriate, occasionally opposite (Fig. 19, 20), circular bordered pits e.g. about 11 µm in diameter (Fig. 21). Cross-field pits minute (? artefact), number 6-7, probably 2 µm in diameter (Fig. 22). This wood is so badly preserved, that no further details can be recognized. A closer definition is therefore impossible.

Collection locality: Litell Rocks, about 162° E, 71° 25´ S; pebble (debris) of the Rennick Glacier, North Victoria Land, Antarctica, German GANOVEX III - Expedition, Antarctic summer 1982/83; collector: S. Ulitzka, Mineralogical Institute, University Würzburg, Germany.

Estimated age: Permo-Triassic, Beacon Supergroup.

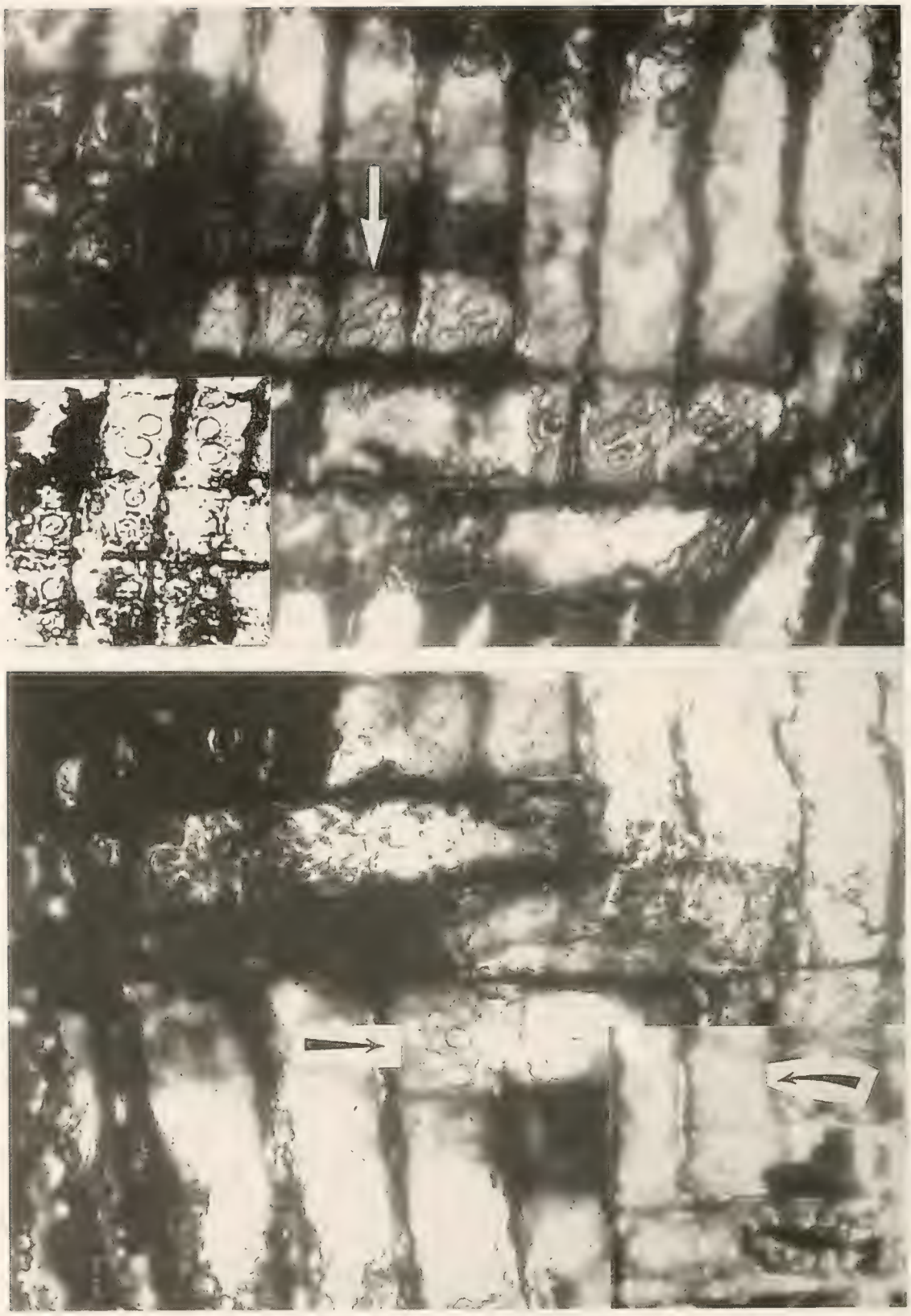


Fig. 14. Radial longitudinal section with simple cross-field pits. A b o v e : 2 simple pits (arrow); small photograph, *Araucarioxylon allanii* (MAHESHWARI 1972). x 520/500. B e l o w : 4 - 6 simple cross-field pits (2 arrows). x 520/400.

Fig. 15. Locality map of North Victoria Land showing the main distribution of glaciers and areas with bare rocks. Fossil wood site of Litell Rocks is a ice-free area within the huge Rennick Glacier (arrow) - After DUPHORN 1984.

Fig. 16. Transverse section showing badly preserved secondary xylem with ? rays and tracheids. x 55.

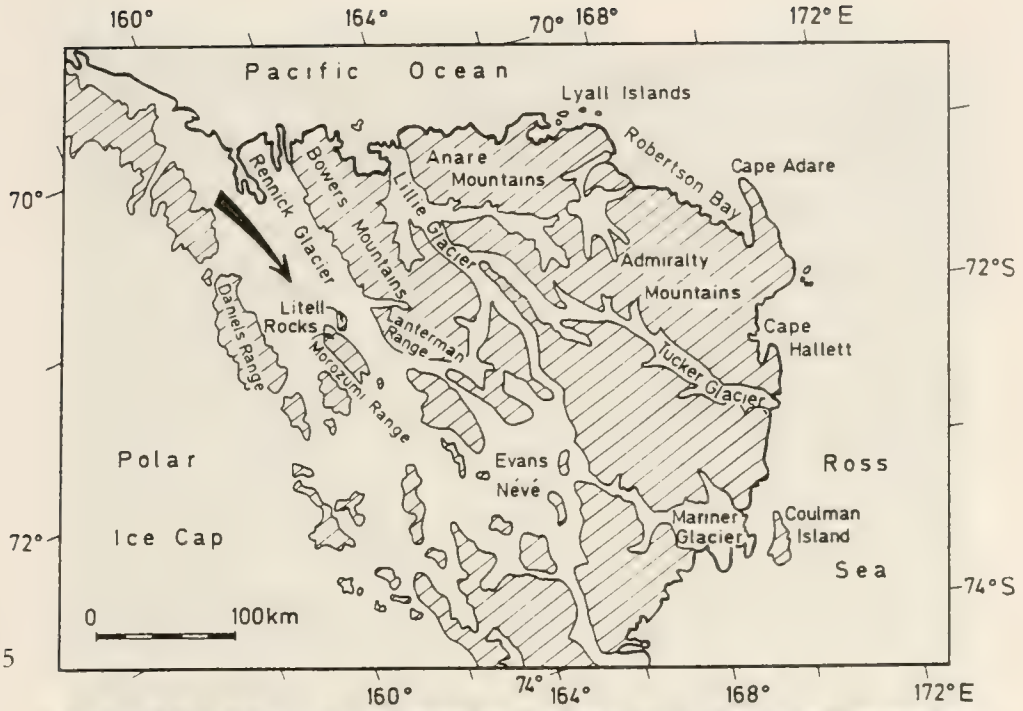

160°
164°
70° 168°
172° E
Pacific Ocean
Lyall Islands
Robertson Bay
Cape Adare
Anare Mountains
Rennick Glacier
Bowers Mountains
Lillie Glacier
70°
Admiralty Mountains
72°S
Cape Hallett
Tucker Glacier
Lanterman Range
Daniels Range
Litell Rocks
Morozumi Range
Polar
Ice Cap
Evans Névé
Ross
Sea
Mariner Glacier
Coulman Island
72°
74°S
0
100km
160°
74°
164°
168°
172°E

Fig. 15

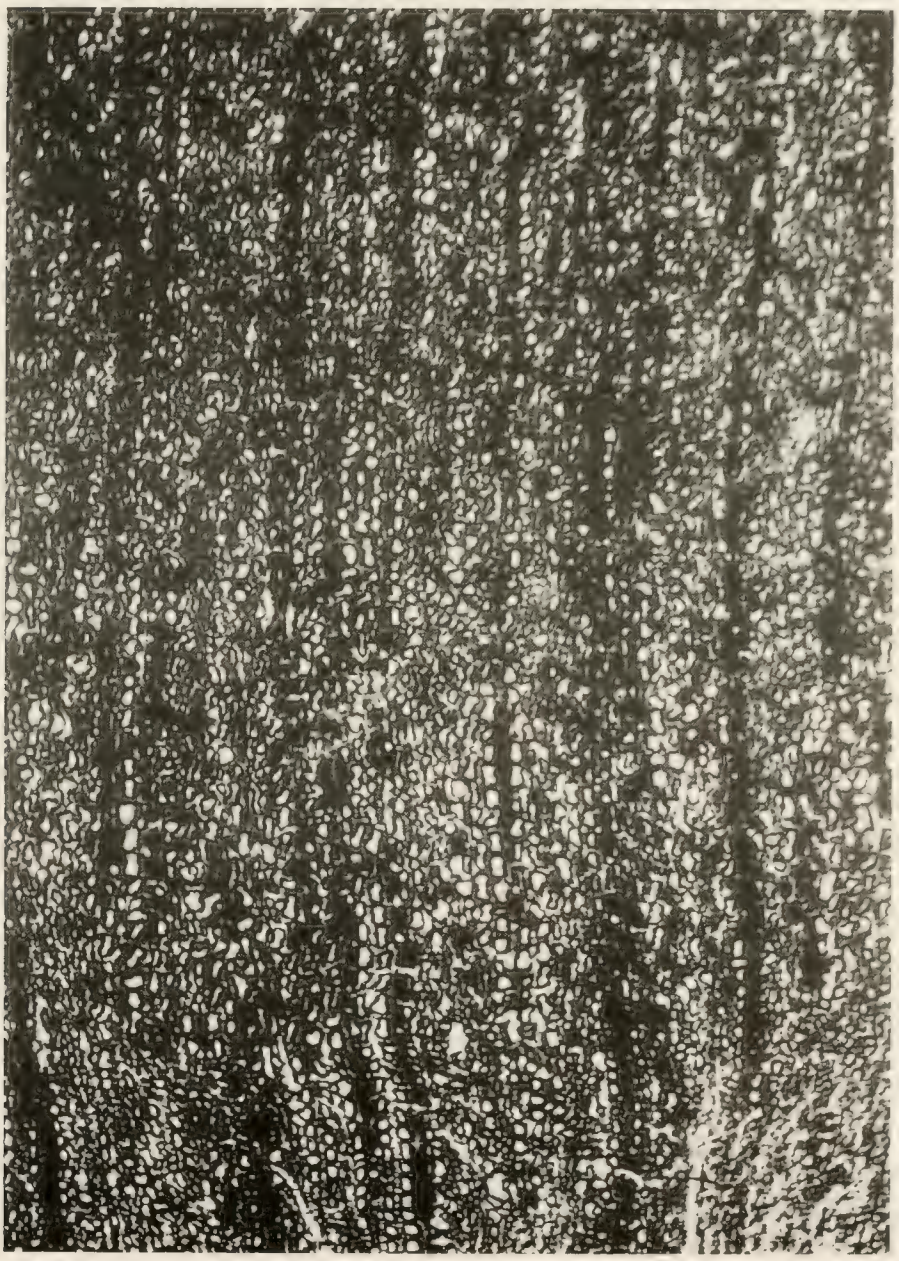


Fig. 16

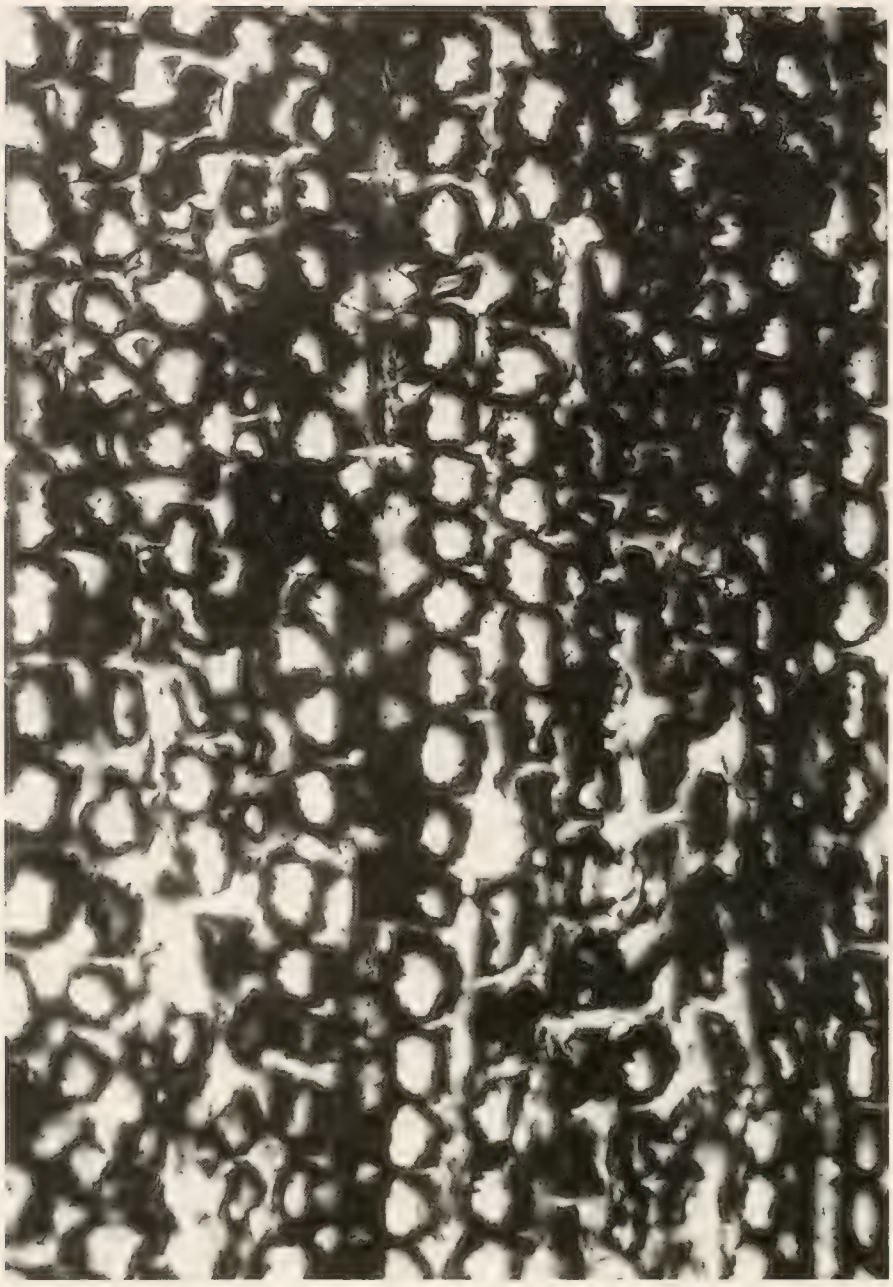


Fig. 17. Transverse section showing distribution of tracheids with thick secondary wall. x 250.

M a t e r i a l : One dark specimen and 13 thin-section slides with Inventar-No. BSP 1997 I 10; fossil wood with red weathering crust, desert varnish (lacqua) of the cold desert.

4. Fossil wood from Antarctic and Gondwana

Petrified gymnosperm woods from the southern hemisphere are common in strata ranging from the late Palaeozoic to the Tertiary. Numerous taxa have been described since (1898) from all parts of Gondwana: Antarctica, Argentina, Australia, India, New Caledonia, New Zealand, Madagascar, South Africa (Del Fueyo et al. 1995).

Stockey (1989) has given a valuable survey about the coniferalean remains from Antarctica and Gondwana, excluding ginkgophytes. According to Stockey the study of fossil plants and the conifers in particular is in its infancy. Among the extant conifer families, Araucariaceae and Podocarpaceae are dominant in Gondwana. Wood from an *in situ* permineralized forest from

Fig. 18. Tangential longitudinal section showing distorted rays. x 125.

the Middle Triassic of Gordon Valley (Transantarctic Mountains) has been described as *Jeffersonioxylon gordonense* (Del Fueyo et al., 1995). Including *J. gordonense* seventeen select conifer woods from Gondwana have been compared anatomically (rays, axial parenchyma, tracheids, intertracheary pits, cross-field pits), see table 1, p. 120 - 121 (Del Fueyo et al. 1995).

'Antarctic Paleobiology' (Taylor, T. N. & Taylor E. L. 1989) provides a valuable comprehensive overview of the paleobotany (palynology) in Antarctica and examines the interrelationships of Antarctic floras to those of other Gondwana continents. An extensive annotated bibliography rounds off the presentation. The reference list contains 374 entries.

Fig. 19. Radial longitudinal section with bordered pits on radial walls. x 125.

5. Acknowledgements

I am indebted to Prof. Dr. L. SCHULTZ (Mainz) and K.-P. KELBER (Würzburg) for handing over the plant fossils for anatomical study and for all accompanying informations. Thanks are due to H. MERTEL (thin-section slides) and R. R. ROSIN, Institute for Wood Research (film procession, prints), both Munich.

Fig. 20. Radial longitudinal section showing radial walls with uni- and biseriate rows of borderd pits. x 250.

6. References

Bose, M. N., Taylor, E. L. & Taylor, T. N. (1989): Gondwana Floras of India and Antarctica. A Survey and Appraisal. - In: Taylor, T. N. & Taylor, E. L (eds.), Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 118 - 148; New York etc. (Springer-Verlag).

Collinson, J. W. (1989) Depositional Setting of Late Carboniferous to Triassic Biota in the Transantarctic Basin. - In: Taylor, T. N. & Taylor, E. L (eds.), Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 1- 14; New York etc. (Springer-Verlag).

Craddock, C. (1982): Antarctica and Gondwanaland. - In: Craddock, C. (ed.), Antarctic Geoscience, 3-13; Madison (Univ.Wisconsin Press).

Creber, G. T. (1989): The South Polar Forest Ecosystem. - In: Taylor, T. N. & Taylor, E. L (eds.), Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 1989, 37-41; New York etc. (Springer-Verlag).

Cuneo, N. R., Taylor, E. L. & Taylor, T. N. (1991): Structure and ecology of Permian and Triassic petrified forests from the Transantarctic Mountains, Antarctica. - Am. J. Bot, 78 (Suppl. No. 6): 111.

Fig. 21. Radial longitudinal section showing a radial wall with circular bordered pits. x 520.

Del Fueyo, G. M., Taylor, E. L., Taylor, T. N. & Cuneo, N. R. (1995): Triassic wood from the Gordon valley, Central Transantarctic Mountains, Antarctica. - IAWA J., **16**: 11-126.

Duphorn, K. (1981): Physiographical and glaciogeological observations in North Victoria Land, Antarctica. - Geol. Jb., B, **41**: 89-109.

Duphorn, K. (1984): The Last Glaciation of the Pacific Shelf off North Victoria Land, Antarctica. - Geol. Jb., B, **60**: 31-39; Hannover.

Esau, K. (1953): Plant Anatomy. - 735 p.; New York (J. Wiley & Sons).

Fudali, R. F. & Schutt, J. W. (1984): The Field Season in Victoria Land, 1981-1982. In: Marvin, U. B., Mason, B. (eds.), Field and Laboratory Investigations of Meteorites from Victoria Land, Antarctica, - Smithsonian Contributions to the Earth Sciences, **26:** 9 -16; City of Washington (Smithsonian Institution Press).

Gothan, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. - Königl. Preuss. Geol. Landesanst. u. Bergakademie, N. F., **44**: 1-108.

Graham, A. L. & Annexstad, J. O. (1989): Antarctic meteorites. - Anatarctic Science, **1**: 3-14

Hall, B. A., Sutter, J. F. & Borns (jr.), H. W. (1982): The Inception and Duration of Mesozoic Volcanism in the Allan Hills-Carapace Nunatak area, Victoria Land, Antarctica. - In: Craddock, C. (ed.), Antarctic Geoscience, 709-713; Madison (Univ. Wisconsin Press).

Fig. 22. Radial longitudinal section with 7 minute cross-field pits (arrow). x 520.

Jefferson, T. H. (1987): The preservation of conifer wood; examples from the Lower Cretaceous of Antarctica. - Palaeontology, **30**: 233-249.

Jefferson, T. H. & Taylor, T. N. (1983): Permian and Triassic woods from the Transantarctic Mountains: Paleoenvironmental indicators. - Antarctic J. of the U.S., **18**: 55-57.

Kräusel, R. (1962): Antarctic fossil wood. - In: Plumstead, E. P., Trans-Antarctic Expedition 1955-1958, Sci. Reports No. 9, Fossil Floras of Antarctica, Appendix, 133-140; London.

Lepekhina, V. G. (1972) Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to north Eurasia representatives. - Palaeontographica, B, **138**: 44-106.

Lepekhina, V. G. & Yatsenko-Khmelevsky, A. A. (1966): Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic plants. - Taxon, **15**: 66-70.

Maheshwari, H. K. (1972): Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. - Palaeontographica, B, **138**: 1-43.

Marguerier, J. (1977): Sur la ponctuation simple dans les champs de croisement de quelques structures paleozoiques et mesozoiques. - C. R. 102 Congr. Nat. Soc. Sav., **1**: 79-97.

Plumstead, E. P. (1962): Fossil Floras of Antarctica. - Trans-Antarctic Expedition 1955-1958, Sci. Reports No. **9**: 1-132; London.

Rigby, J. F. & Schopf, J. M. (1967): Stratigraphic implications of Antarctic paleobotanical studies. - In:

Amos, A. J. (ed.), Gondwana Stratigraphy (1st IUGS Gondwana Symp., Buenos Aires, 1967), UNESCO, Paris, Earth Sciences, **2**: 91-106.

Schultz, L. & Annexstad, J. O. (1984): Ablation and Ice Movement at the Allan Hills Main Icefield between 1978 and 1981. In: Marvin, U. B., Mason, B. (eds.), Field and Laboratory Investigations of Meteorites from Victoria Land, Antarctica. - Smithsonian Contributions to the Earth Sciences, **26:** 17 - 22; City of Washington (Smithsonian Institution Press).

Stewart, W. N. & Rothwell, G. W. (1993): Paleobotany and the evolution of plants. - 2nd ed., 521 p; Cambridge (Univ. Press).

Stockey, R. A. (1982): The Araucariaceae; an evolutionary perspective. - Rev. Palaeobot. Palynol., **37**: 133-154.

Stockey, R. A. (1989): Antarctic and Gondwana Conifers. - In: Taylor, T. N. & Taylor, E. L. (eds.), Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 179-191; New York etc. (Springer-Verlag).

Stubblefield, S. P. & Taylor, T. N. (1986): Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica. - Bot. Gaz., **147**: 116-125.

Taylor, T. N. & Taylor, E. L. (1989): Structurally Preserved Permian and Triassic Floras from Antarctica. - In: Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 149-163; - New York etc. (Springer-Verlag).

Tessensohn, F. et (7) al. (1981): Geological Comparison of Basement Units in North Victoria Land, Antarctica. - Geol Jb., B, **41**: 31-88.

Tessensohn, F. & Mädler, K. (1987): Triassic Plant Fossils from North Victoria Land, Antarctica. - Geol. Jb., B, **66**: 187- 201.

Tingey, R. J. (1991a): Commentary on schematic geological map of Antartica Scale 1 : 10 000 000. - Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bull. 238, 30 p.; Canberra (Australian Government Publ. Service).

Tingey, R. J. (1991b): Geology of Antarctica. - 680 p.; Oxford (Clarendon Press). Press.

Townrow, J. (1967): Fossil plants from the Allan and Carapace Nunataks, and from the upper Mill and Shackleton Glacier, Antarctica. - New Zealand J. Geol. Geophys., **10**: 456-473.

Truswell, E. M. (1991): Antarctica: a history of terrestrial vegetation. - In Tingey, R. (ed.), Geology of Antarctica, 499-537; Oxford (Clarendon Press).

Wheeler, E. A. & Baas, P. (1994): Wood Identification. - Sci. Annals, **37**: 75-104; Thessaloniki, Greece (Dept. Forestry and Natural Environment, Aristotelian Univ.).

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	119–134	München, 15. 12. 1997

Tertiäre *Lithocarpus* Hölzer aus Bad Abbach (Bayern, Süddeutschland)
Tertiary *Lithocarpus* woods from Bad Abbach (Bavaria, southern Germany)

Von Alfred Selmeier*)

Mit 16 Abbildungen

Kurzfassung

Etwa 13 Kieselhölzer wurden 1973 in hochgelegenen Grobschottern des Hängenberges südöstlich von Bad Abbach a. d. Donau gefunden. Es sind Holzreste der immergrünen Eichengattung *Lithocarpus* (Fagaceae), beheimatet mit etwa 100 Arten in SO-Asien. Die verkieselten *Lithocarpus* Hölzer aus dem nordalpinen Molassebecken gehören zur fossilen Organgattung *Quercoxylon* Kräusel 1939 bzw. zu *Lithocarpoxylon* Petrescu 1978. Sie werden als *Quercoxylon* cf. *L. oligocenicum* Petrescu bestimmt. Die Hölzer haben bis 7 mm breite Zuwachszonen. Ein Vergleich mit etwa 200 schmäleren Zuwachszonen anderer jungtertiärer, jedoch sommergrüner Weiß- und Roteichen läßt vermuten, daß die *Lithocarpus* Hölzer von Bad Abbach verkieselte Stammholzreste extrem großer Baumindividuen sind.

Summary

Silicified wood pieces were found 1973 in Tertiary sediments near Bad Abbach (Bavaria, southern Germany). Minute anatomy: Growth rings indistinct, diffuse-porous, vessels exclusively solitary, transition from early to late wood gradually, perforation plates simple, axial parenchyma diffuse and uniseriate, two types of rays, 1-seriate and homocellular, broad rays aggregate and heterocellular, crystals. The anatomical features of the present fossils show a close resemblance to *Lithocarpoxylon* Petrescu (1978) from the Oligocene of Romania, therefore assigned to *Quercoxylon* cf. *L. oligocenicum* Petrescu.

1. Einleitung 120
2. *Lithocarpus* Hölzer vom Hängenberg 121
2.1 Anatomische Beschreibung 124
2.2. Bestimmung 128
3. *Quercus* Hölzer und Zuwachszonen 132
4. Dank 133
5. Literatur 133

*) Prof. Dr. A. Selmeier, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München, Germany

1. Einleitung

Eine heute kaum mehr überblickbare Zahl fossiler Holzreste gehört zur Formgattung *Quercoxylon* KRÄUSEL 1939. Im Vergleich zu den ringporigen Formen existiert jedoch nur eine kleine Anzahl von fossilen, nicht ringporigen *Quercoxyla* Funden. Bei den vorliegenden Kieselhölzern handelt es sich um Stammholz von nicht ringporigen Eichen. Gefunden wurden sie auf dem Hängenberg, eine Erhebung etwa 1,2 km südöstlich von Bad Abbach (Top. Kt. 7038). Die Hölzer lagen als Lesesteine in Äckern auf der Kuppe des Hängenberges (419,8 m über NN), eine 350 m lange und etwa 100 m breite Hochfläche; leg. W. JUNG und A. SELMEIER. Tertiäre Eichenhölzer aus dem süddeutschen Molassebecken wurden bereits mehrfach beschrieben (SELMEIER 1971, 1986, 1992).

Ortskundige Geologen deuten Alter und Herkunft der hochgelegenen Grobschotter des Hängenberges unterschiedlich. Zusammensetzung der Grobschotter (nach freundl. Mitt. E. STÜCKEL): 44 % feinkörnige bis dichte Quarzite, 28 % Quarz, 24 % graue Quarzite der Kreide, 3 % weitere Verkieselungen, alpine Radiolarite und Lydite fehlen. Der über 1 m mächtige

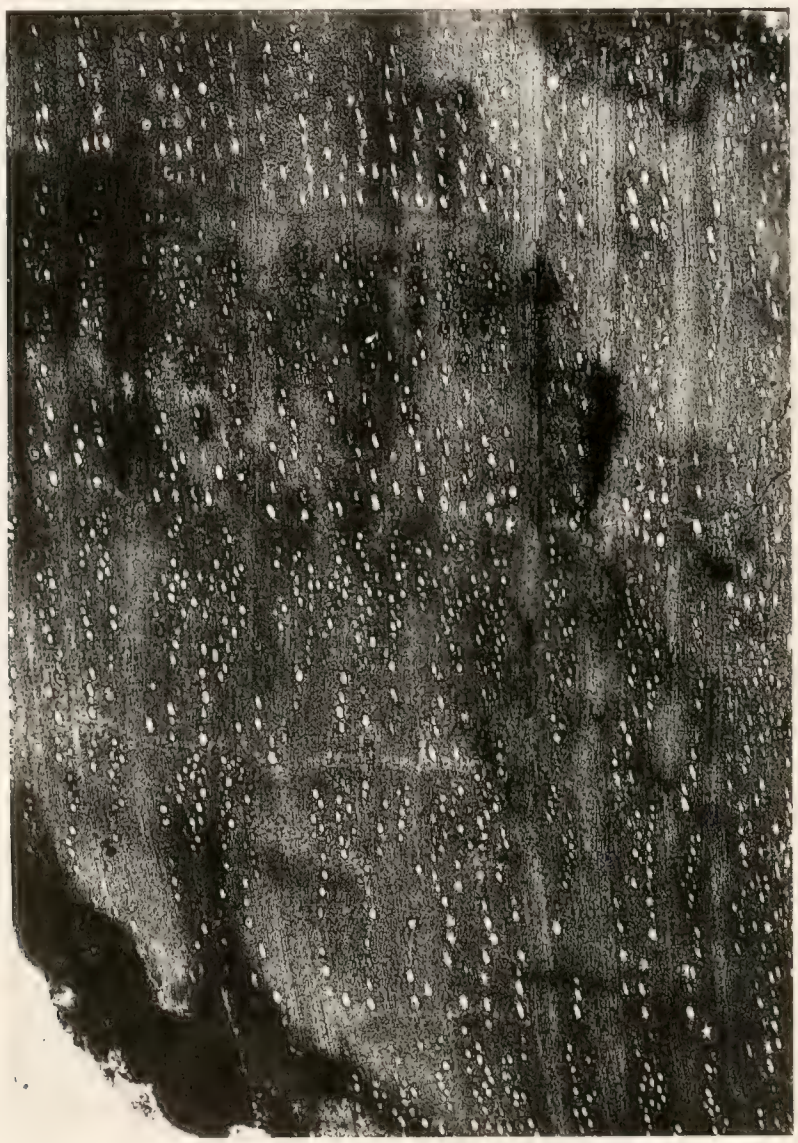


Abb. 1. Querschliff (BSP 1973 I 207). Holz tangential etwas gepreßt, Zuwachszonen undeutlich, zerstreutporige Gefäßverteilung, zwischen breiten Holzstrahlen verlaufen radial orientierte Gefäßmuster. x 5.

Schotter, mit sandig gelbbraunem Lehm durchmischt, liegt auf Schichten der Kreide (Deutung: Älteste Donauschotter). OSCHMANN (1958: 149-150) weist diesen Schottern ein oberpliozänes Alter zu. Die hochgelegenen Grobschotter vom Hängenberg nehmen unter den Schottern der Region eine Sonderstellung ein. Die Liefergebiete liegen nach STÜCKEL (Regensburg) vermutlich im Raum der südlichen Oberpfalz.

2. *Lithocarpus* Hölzer vom Hängenberg

Gemäß den Nomenklaturregeln gehören die Holzreste vom Hängenberg bei Bad Abbach zu *Quercoxylon* KRÄUSEL 1939. MÜLLER-STOLL & MÄDEL haben 1957 anläßlich der Bestimmung von tertiären Eichenhölzern aus dem pannonischen Becken eine Neufassung der Gattungsdiagnose *Quercoxylon* aufgestellt. Zusätzlich wurde *Lithocarpoxylon* von PETRESCU 1978 in die fossile Holzliteratur eingeführt.

Nachfolgend sind vier fossile, nicht ringporige, immergrüne Eicharten angeführt, die als Eichen der Sektion *Cyclobalanopsis* oder der Gattung *Lithocarpus* (=*Pasania*) nahestehen.

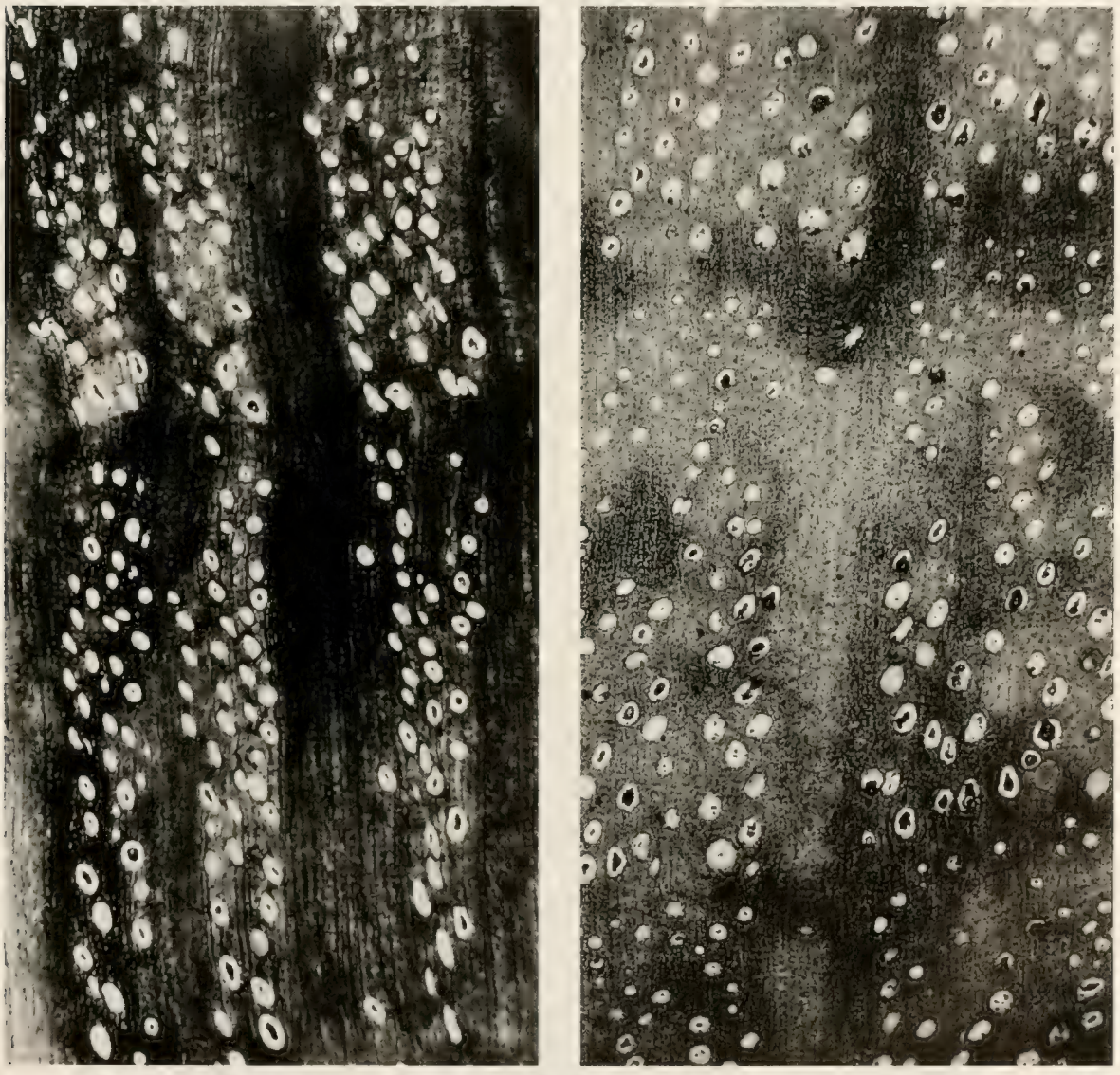


Abb. 2. Querschliffe. Links (BSP 1973 I 201): Zwei Zuwachszonen, radiale Gefäßmuster, breite und schmale Holzstrahlen. Rechts (BSP 1973 I 210): Eine Zuwachszone, zerstreutporig angeordnete Gefäße, getrennt von einem breiten Holzstrahl. x 8.

Familie Fagaceae

Quercoxylon Kräusel 1939

1957 *Quercoxylon* (Kräusel) Müller-Stoll & Mädel, Senck. lethaea, **38**, S. 122–126.

Diagnose (emend.): S. 125. – Die Formgattung *Quercoxylon* vereinigt a) sommergrüne Rot- u. Weißeichen, b) immergrüne Eichen „unter Einschluß der Gattung *Lithocarpus* (= *Pasania*)" und c) Wurzelholz.

Typusart: *Quercoxylon retzianum* Kräusel 1939, S. 25, Abb. 2, Taf. 5, Fig. 3, 8.

Fundort: Versteinerter Wald von Kairo, Ägypten; Alter: Oligozän.

1974 *Quercoxylon cyclobalanopsioides* Kramer, Palaeontographica, B, **144**, S. 86-91, Abb. 6a, b, Taf. 22, Fig. 45, 46, 48, 49.

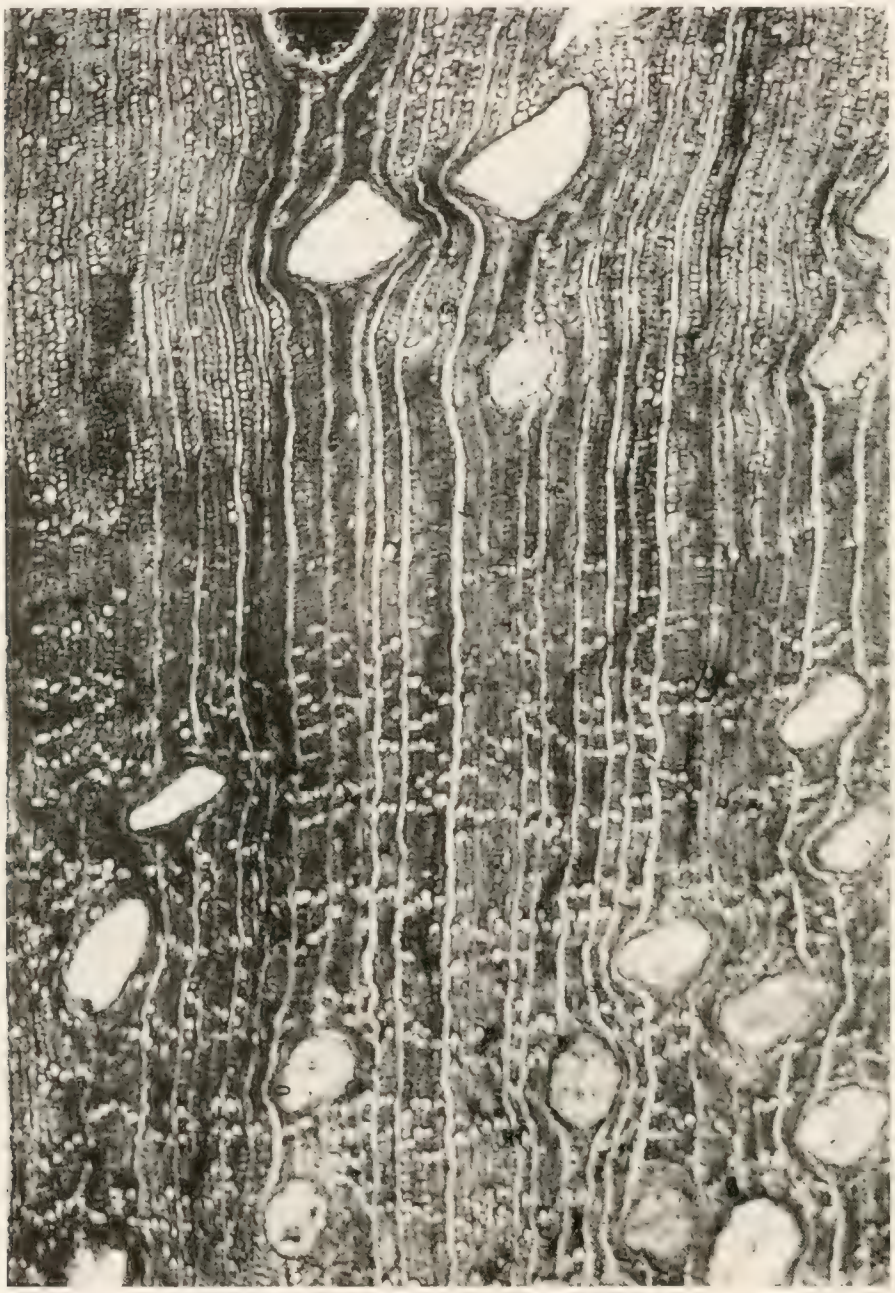


Abb. 3. Querschliff (BSP 1973 I 208). Zuwachsgrenze undeutlich, einreihige Holsztrahlen radial gestaucht, apotracheales, tangential irregulär verteiltes, einreihiges Parenchym. x 50.

D i a g n o s e : S. 91. – Der Holzbau entspricht immergrünen Arten von *Cyclobalanopsis* OERST. und *Lithocarpus* BL., heimisch in SO-Asien.

F u n d o r t : Sumatra, Residentschaft Benkoelen, Fluß Menkipi; Alter Tertiär. Es ist der bisher dem Äquator am nächsten gelegene fossile Fundort der Formgattung *Quercoxylon*.

1978 *Lithocarpoxylon* n. g. PETRESCU, Memoires, Vol. **27**, p. 139.

D i a g n o s e : Growth rings distinct or scarcely distinct. Radial porous wood or diffuse porous. Vessels exclusively solitary, oval to circular with tylosis. Transition from early to late wood gradually or indistinct. Perforation plates exclusively simple. Vasicentric tracheid and parenchyma present. Fibres abundant. Two types of rays: a) narrow (1-seriate), very numerous, homogeneous, b) broad rays, heterogeneous, aggregate; crystals present.

T y p u s a r t : PETRESCU hat keine Typusart benannt.

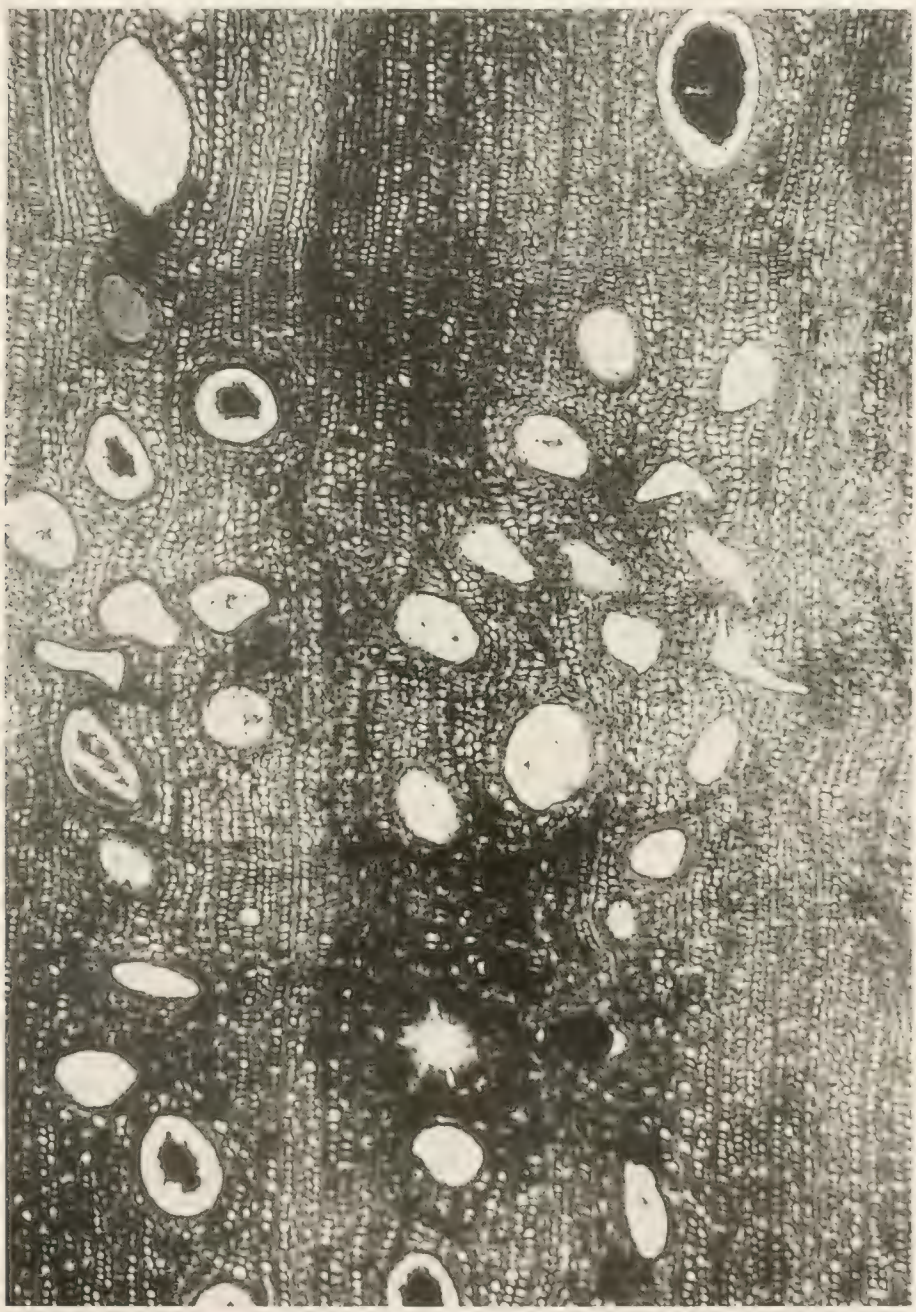


Abb. 4. Querschliff (BSP 1973 I 201). Schmale Zuwachszone mit zwei undeutlichen Begrenzungslinien. x 50.

Abb. 5. Querschliff (BSP 1973 I 200). Zuwachsgrenze, Holzfasern in 1–5 radialen Reihen zwischen einreihigen Holzstrahlen; die im Spätholz hellen Parenchymzellen in tangential verstreuten Mustern. x 70.

Fossile Arten europäischer Fundorte (rumänisch beschrieben):

1978 *Lithocarpoxylon princeps* PETRESCU, Memoires, Vol. **27**, p. 140–142, fig. tx. 14, pl. 33, 34, 35, pl. 36, fig. 1,2.

1978 *Lithocarpoxylon oligocenicum* PETRESCU, Memoires, Vol. **27**, p. 142–144, fig. tx. 15, pl. 36, fig. 3,4, pl. 37, 38.

1978 *Lithocarpoxylon contortum* PETRESCU Memoires, Vol. **27**, p. 144–146, fig. tx. 16, pl. 39, 40, pl. 41, fig. 1, 2.

Fundort: Alle 3 Arten stammen aus Ticu, NW Transsylvanien, Rumänien; Alter Oligozän.

2.1 Anatomische Beschreibung

Die Beschreibung bezieht sich auf die anatomisch am besten erhalten gebliebenen Fundstükke: 17 Dünnschliffe der Inventar-Nr. BSP 1973 I 200, 201, 202, 208 und 1975 I 112.

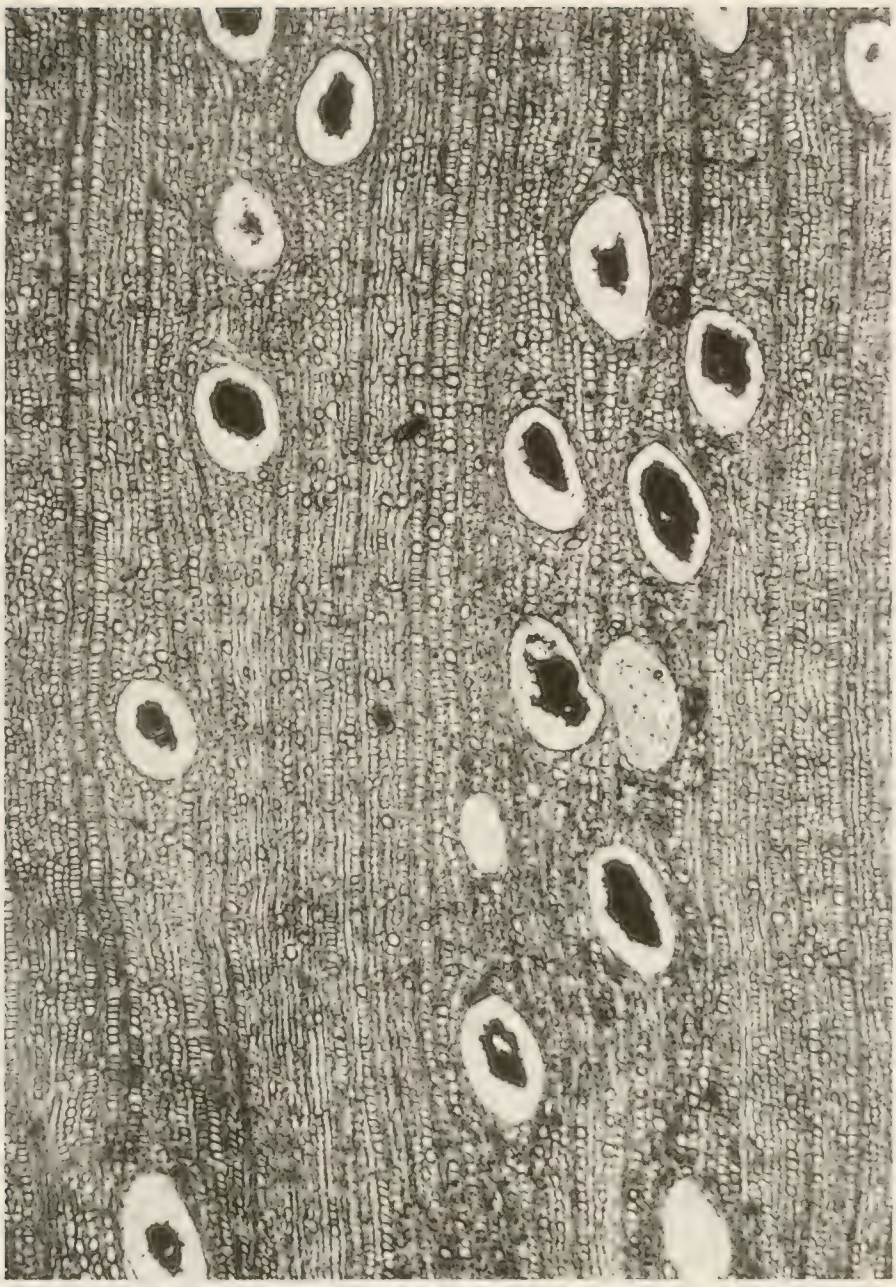


Abb. 6. Querschliff (BSP 1973 I 201). Geflammt angeordnete Gefäße, radial gereihte Holzfasern, diffus verteiltes Parenchym, zahlreiche einreihige Holzstrahlen, Tendenz zu gehäufter Verdichtung. x 50.

Quercoxylon KRÄUSEL 1939

Quercoxylon cf. *L. oligocenicum* PETRESCU 1978

T o p o g r a p h i e : Zerstreutporiges Holz, Z u w a c h s z o n e n undeutlich (Abb. 1–3), Breite 1,3–7 mm, Zuwachsgrenze aus einigen Lagen radial verkürzter Faserzellen gebildet (Abb. 4, 5), Wände der Faserzellen im Spätholz jedoch nicht verdickt (Abb. 5). G e f ä ß e ausschließlich einzeln, mittelweit, allmählicher Übergang zwischen Früh- un Spätholzgefäßen (Abb. 1, 2, 3, 6), Gefäße in radial orientierten Mustern (Abb. 2, 6), teils flammenförmig zwischen zwei breiten Holzstrahlen. Gefäße teils umgeben von vasizentrischen Tracheiden (1-2 Lagen), von Parenchymzellen oder direkt von Libriform. H o l z f a s e r n bilden die Grundmasse, im Querschnitt meist in deutlichen radialen Reihen angeordnet, nicht dickwandig, (1)– 4– 6 –(8) Reihen zwischen zwei einreihigen Holzstrahlen. A x i a l e s H o l z p a r e n c h y m reichlich vorhanden, apotracheal, unregelmäßig diffus verstreut, teils Tendenz zu

kurzen, tangentialen Bändchen (Abb. 3), ausschließlich einreihige tangentiale Parenchymgruppen, radiale Abstände 56-170 µm. H o l z s t r a h l e n in zwei Bautypen a) zahlreiche einreihige (Abb. 3, 5, 6, 7, 9), und b) breite, gehäufte, aggregierte Strahlen (Abb. 1, 2, 7, 8 oben); einreihige Strahlen z.B. Höhe 2-6 Zellen (77- 147 µm), 13-42 Zellen (252 µm - 1 mm), etwa 17 Strahlen je mm; breite, gehäufte Strahlen langgestreckt, spindelförmig, in der Höhe bis etwa 10 mm, z.B. 9,2 mm hoch, 950 µm breit oder 5,3 mm hoch, 540 µm breit; gehäufte Holzstrahlen durch Holzfasern aufgeteilt, zerklüftet in zahlreiche kleinere unterschiedlich breite Strahlenteile, z. B. (2) - 3 - 4 - 11 - (22) Zellen breit, Höhe kleinerer Strahlen meist 2-3 mm hoch; die zusammengesetzten, aggregierten Strahlen grenzen unvermittelt and die einreihigen Formen (Abb. 7).

Z e l l e l e m e n t e : G e f ä ß e (Querschnitt) im unzerdrückten Zustand rundlich bis oval (Abb. 2, 4, 6), in radialer Richtung gestreckt, im Frühholz tangential 112-210 µm, z. B. tangential 182 µm, radial 280 µm, im Spätholz tangential 56-119 µm, Länge meßbarer

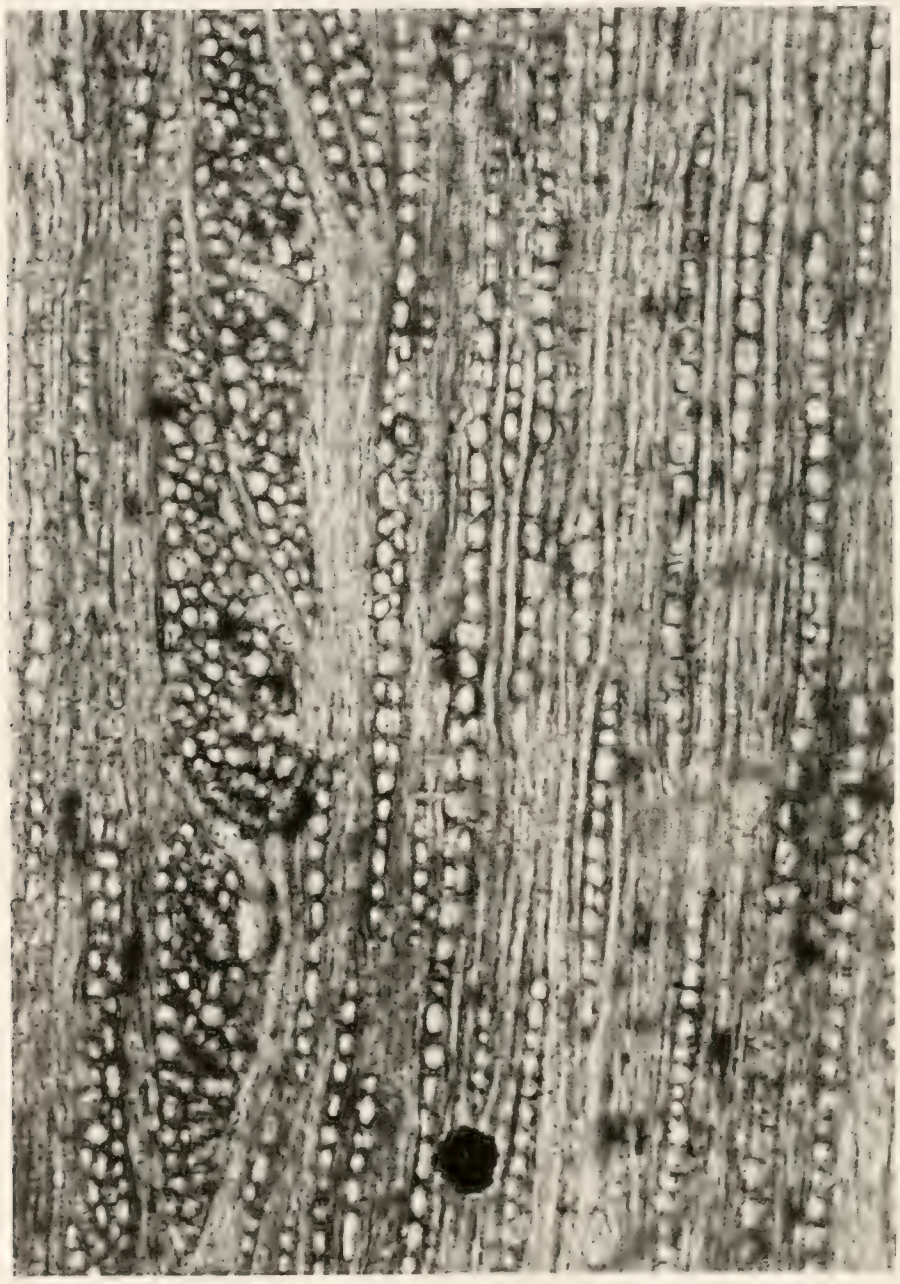


Abb. 7. Tangentialschliff (BSP 1973 I 200). Zusammengesetzter Holzstrahl, Übergangsformen und einreihige Holzstrahlen. x 150.

Gefäßglieder 196-630 µm, Durchbrechungen einfach, Querwände etwas schräggestellt, jedoch nicht steil, intervaskulare Tüpfel alternierend, in Form heller, rundlicher Punkte, ca. 7 µm; Tüpfel zu den Holzstrahlzellen (Kreuzungsfeldtüpfel) auffallend groß, im Längsschliff (BSP 1973 I 200) vertikal angeordnet, z. B. vertikal 17-21 µm, radial 7 µm, vertikale Höhe der Holzstrahlzellen 35 µm; relativ wenige Gefäße mit Thyllen. Holzfasern im Querschnitt quadratisch oder fünf- bis sechseckig (Abb. 5), Durchmesser 10-14 µm, Wanddicke ca. 2 µm, radial abgeflachte Fasern an der Zuwachsgrenze z. B. radial 7 µm, tangential 14 µm. Holzparenchymzellen zylindrisch (Abb. 9) von rundlich polygonalem Querschnitt (Abb. 5), Durchmesser 21-28 µm, vertikal 20-35 µm; ? Kristalle. Holzstrahlzellen bei einreihigen (abschnittsweise zweireihigen) Formen, häufig vertikal gestreckte Zellen (Abb 7, 9), vertikal 21-35 µm, tangential 14-21 µm; gehäufte, aggregierte Strahlen deutlich heterozellular (Abb. 7, 8 oben), Durchmesser großer Zellen 50-70 µm, kleine Zellen 14 µm.

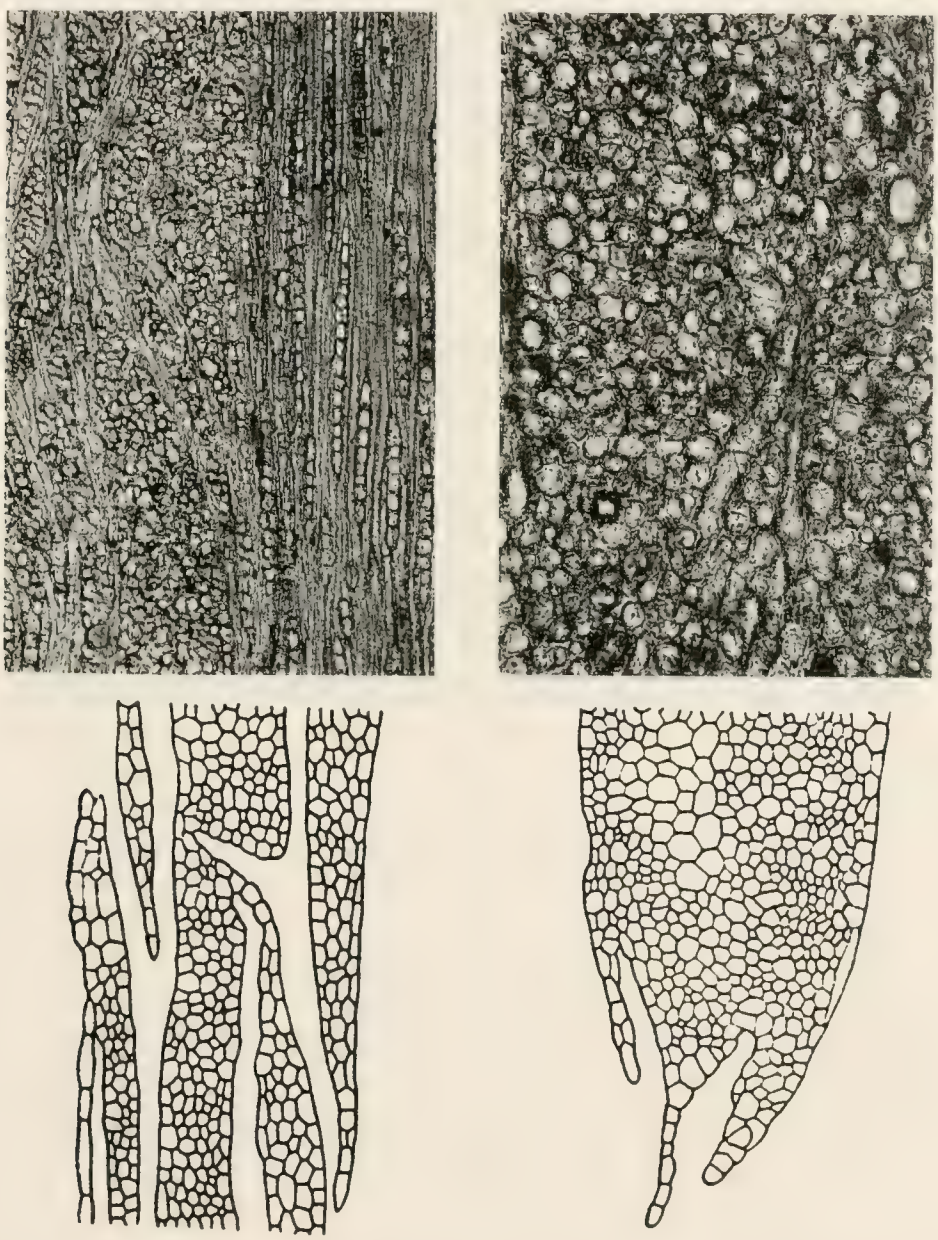


Abb. 8. Tangentialschliff (BSP 1973 I 200). Oben (links): Gehäufter Holzstrahl, zerteilt durch viele Fasern; (rechts): Gehäufter Holzstrahl mit heterozellularer Struktur. Unten (METCALFE & CHALK 1950, Fig. 313): *Lithocarpus lucida* (links) und *Lithocarpus edulis* (rechts) als Rezentvergleich für die heterozellulare Zusammensetzung.

Abb. 9. Tangentialschliff (BSP 1973 I 200). Einreihige, homozellulare Holzstrahlen, dazwischen einige axial verlaufende Parenchymzellen. x 300.

K r i s t a l l e in Holzstrahlzellen mehrfach vorhanden, Kantenlänge 14-21 µm (Tangentialschliff BSP 1973 I 200).

Fundort: Kuppe des Hängenberges (419,8 m über NN) südöstlich von Bad Abbach a.d. Donau; Topographische Karte 1 : 25000, Bad Abbach 7038.

Material: 13 Fundstücke, Länge 6-34 cm, hellgrau bis bräunlich, leicht abgerollt, äußerlich mit einer 2-5 mm dicken helleren Randzone. 32 Dünnschliffe, teils großflächig, z. B. 2,6 x 4,4 cm; Inventar-Nr. BSP 1973 I 200-210 und BSP 1975 I 112. Das Material wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

2.2 B e s t i m m u n g

Die Fossilreste aus Bad Abbach sind durch ihr Querschnittsbild eindeutig als Eichenholz charakterisiert. Aufgrund ihrer anatomischen Merkmalskombination gehören sie unzweifelhaft zur Familie der Fagaceae:

Abb. 10. Die Gattung *Lithocarpus*, immergrüne, eichenartige Bäume der Tropen und Subtropen, ist mit etwa 100 Arten in SO-Asien und Indonesien verbreitet. Im Zentrum des Areals wachsen 50 Arten (schwarz), eine Art, *Lithocarpus densiflorus* ist im westlichen N-Amerika heimisch. - Nach KRÜSSMANN 1977.

- Gefäße zerstreutporig, ausschließlich einzeln, mittelweit bis mäßig weit, rundlich bis oval, charakteristisch gruppierte Gefäßkomplexe in flammenförmiger Anordnung (*Quercus-Castanea*-Muster), Durchbrechungen einfach, Thyllen.
- Axiales Parenchym apotracheal, spärlich paratracheal-vasizentrisch, apotracheales Parenchym in kurzen tangentialen Zellreihen.
- Holzfasern nicht dickwandig, im Querschnitt quadratisch oder polygonal.
- Vasizentrische Tracheiden als 1–2schichtige Scheide viele Gefäße umgebend.

Holzstrahlen in zwei Arten, a) zahlreiche einreihige, homozellulare und b) breite, sehr hohe, gehäufte, aggregierte Formen, durchsetzt mit Fasern, deutlich heterozellular; Einzelkristalle.

Die anatomische Beschreibung der Laubhölzer ist seit 1989 durch Festlegung von 163 verschiedenen mikroskopischen Merkmalen standardisiert. Die jeweils erkennbaren Merkmale (maximal 163) werden als Zahlen erfaßt und können nach entsprechender Bearbeitung mit speziellen Computer-Programmen die Bestimmung erleichtern oder absichern. Die „IAWA list", konzipiert von der „International Association of Wood Anatomists", entspricht bei den Holzresten aus Bad Abbach folgender Merkmalskombination: 1, 5, 7, 9, 13, 32, 42, 47, 53, 60, 68, 76, 79, 86, 99, 101, 103, 104, 116, 137.

Verwendete Literatur: BAREFOOT & HANKINS (1982), BRAZIER & FRANKLIN (1961), GREGORY (1994), GROSSER (1977), KRAMER (1974), KRÄUSEL (1939), METCALFE & CHALK (1950), MÜLLER-STOLL & MÄDEL (1957), PANSHIN & DE ZEEUW (1970), PEARSON & BROWN (1932), PETRESCU (1978), PRIVE (1975), PURKAYASTHA (1996), WHEELER, LEE & MATTEN (1987).

Vergleich mit rezenten Hölzern

Die Familie der Fagaceae gliedert sich in die 3 Unterfamilien Fagoideae (*Fagus*, *Nothofagus*), Castanoideae (*Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, syn. *Pasania*), Quercoideae (*Quercus*).

Holzanatomisch lassen sich die Fagoideae sehr deutlich von den zwei anderen Unterfamilien abgrenzen. Eine grundsätzliche xylem-anatomische Trennung der Unter-

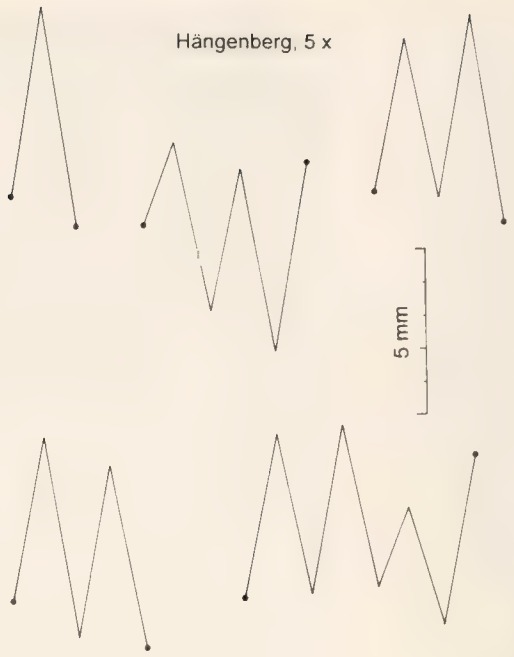


Abb. 11. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 4 Querschliffen (links).

Abb. 12. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 5 Querschliffen (rechts).

familien Castanoideae/Quercoideae bereitet bisweilen gewisse Schwierigkeiten. Der anatomische Bau des Stammholzes dieser beiden Unterfamilien kann jedoch in zwei Formtypen gegliedert werden:

Quercus-Typ: Mehrzahl der Arten von *Quercus* und *Lithocarpus*
Fossil: Formgattung *Quercoxylon* KRÄUSEL 1939
Formgattung *Lithocarpoxylon* PETRESCU 1978

Castanea-Typ: *Castanea*/*Castanopsis* sowie einige Arten von *Lithocarpus* und *Quercus*.
Fossil: Formgattung *Castanoxylon* NAVALE 1964

Der *Quercus*-Typ läßt sich aufgrund seiner holzanatomischen Merkmale in folgende Untergruppen gliedern:

1. Ringporige Hölzer
   a) W e i ß e i c h e n (Stammholz; laubabwerfende Arten der Sektion *Lepidobalanus*).
   b) R o t e i c h e n (Stammholz; laubabwerfende Arten der Sektion *Erythrobalanus*).
2. Zerstreutporige bis halbringporige Hölzer
   a) I m m e r g r ü n e Formen (Stammholz; immergrüne *Quercus*-Arten der Sektion *Cyclobalanopsis* und *Lithocarpus*-Arten). Anatomische Merkmale: Gefäße verhältnismäßig eng, radial orientierte, geflammte Muster bildend.
   b) W u r z e l h o l z-Form (Wurzelholz des *Quercus*-Typs).

Die Gliederung zeigt, daß die vorliegenden Holzreste aus Bad Abbach innerhalb des *Quercus*-Typs zu den „immergrünen Arten" der Gruppe (2a) gehören. Manche Arten der Gattungen *Quercus* (Sektion *Cyclobalanopsis*) und *Lithocarpus* sind holzanatomisch weitgehend ähnlich. *Lithocarpus* ist nach PURKAYASTHA (1996: 583) charakterisiert "by pores arranged in flame-like pattern and the broad rays which are typically aggregate." Zusätzlich sind die breiten Holzstrahlen deutlich heterozellular, ein gegenüber vielen *Quercus*-Arten in der

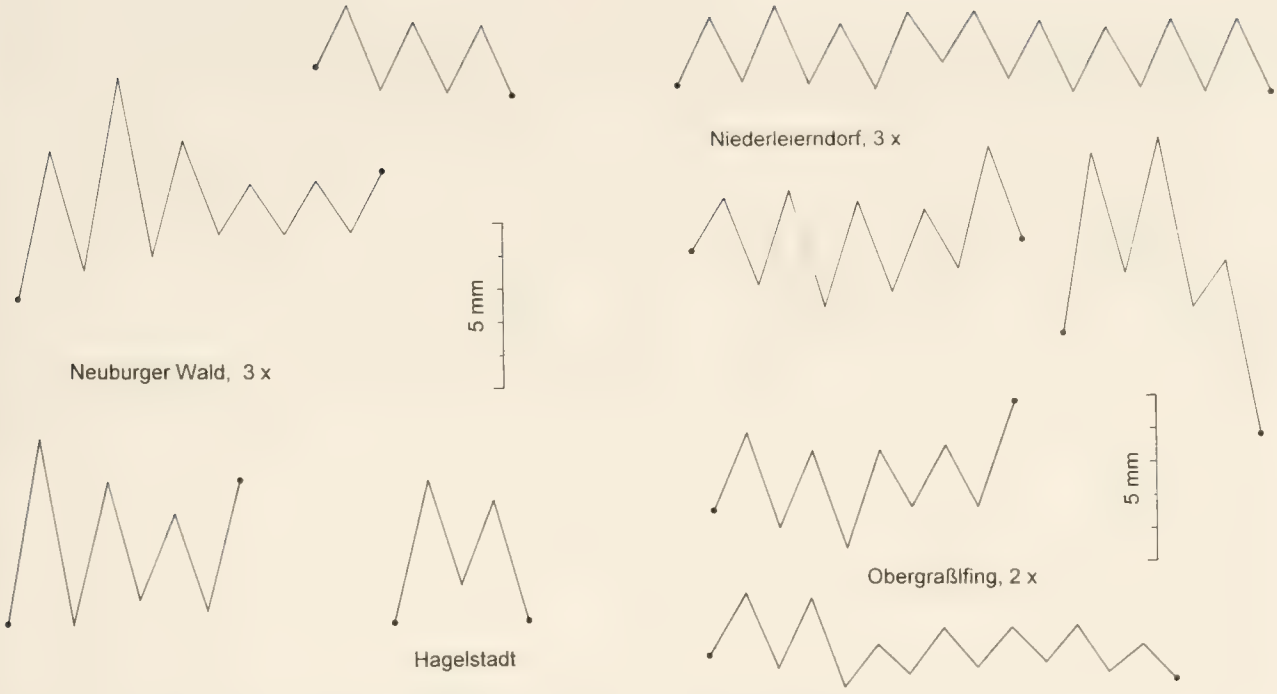


Abb. 13. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 4 Querschliffen (links).
Abb. 14. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 5 Querschliffen (rechts).

Literatur als typisch geltendes Merkmal für die Gattung *Lithocarpus* (Abb. 8 oben). Dünnschnitte einer Xylothek mit rezenten *Lithocarpus*-Arten standen für einen Vergleich nicht zur Verfügung.

Ähnlichkeiten in der Holzstruktur zeigen auch einige immergüne *Quercus*-Arten Indiens (Kashmir, Punjab, Nepal), z.B. *Quercus incana* ROXB. (PEARSON & BROWN 1932, p. 989-992, Fig. 302): Growth rings indistinct, diffuse porous, vessels medium-sized, broad rays aggregate or occasionally nearly compound.

Rund 100 *Lithocarpus*-Arten, davon eine im westlichen N-Amerika (*L. densiflorus*) existieren nach KRÜSSMANN (1977) in SO-Asien und Indonesien (Abb. 10). PURKAYASTHA (1996, p. 583), tätig am Forest Research Institute Dehra Dun, Indien, nennt eine dreifache Anzahl von Arten: *Lithocarpus* with ca. 300 species, confined to eastern India, Malesia and adjoining countries. In den südostasiatischen Bergwäldern erreichen die *Lithocarpus* Arten, darunter mächtige Baumindividuen, beachtliche Höhen (300-2500 m).

Vergleich mit fossilen Hölzern

Fossile Hölzer mit dem anatomischen Bau der Sektion *Cyclobalanopsis* und der Gattung *Lithocarpus*:

Quercinium porosum BRETT (1960: 89, Taf. 21, Fig. 1-2, Taf. 22, Fig. 5, 6, 11), Alter: Eozän. Die anatomischen Merkmale deuten nach KRAMER (1974: 90) auf ein Wurzelholz.

Quercinium pasanioides BRETT (1960: 89-90, Taf. 21, Fig. 3, 4, Taf. 22, Fig. 7-10), Alter: Eozän. Unterschiede: Gefäße nicht ausschließlich einzeln, Parenchymbänder 1-4 Zellen breit.

Quercoxylon cyclobalanopsioides KRAMER (1974: 86-91, Abb. 6a, b, Taf. 22, Fig. 45, 46, 48, 49). Unterschiede: Zuwachszonen fehlen, tangentiale Parenchymbänder, ohne gehäufte Holzstrahlen.

Lithocarpoxylon PETRESCU (1978) mit 3 Arten: *L. princeps, L. oligocenicum* und *L. contortum* (siehe Abschnitt 2).

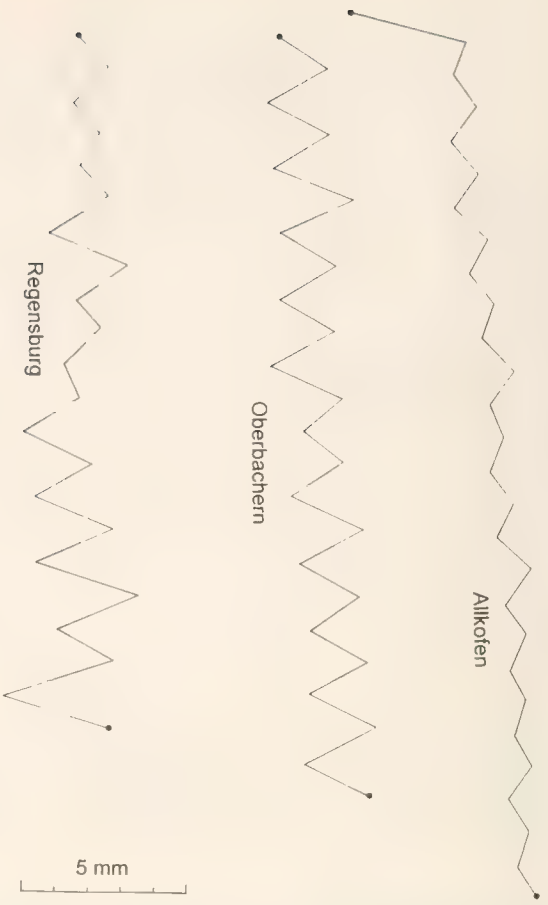


Abb. 15. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 5 Querschliffen (links).

Abb. 16. Die vertikalen Abstände zwischen den Endpunkten der Linien zeigen den jeweils jährlichen Holzzuwachs in mm, gemessen an 3 Querschliffen (Wurzelhölzer) (rechts).

Paraquercinium, ein Holz aus der Oberen Kreide von Illinois, USA, zeigt viele anatomische Merkmale sowohl mit *Quercus* als auch mit *Lithocarpus* (Wheeler, Lee & Matten 1987) gemeinsam.

Lithocarpoxylon Petrescu emend. und Revision fossiler *Quercus*-Hölzer durch Suzuki & Ohba (1991): *Lithocarpoxylon hobashiraishi*, *L. radiporosum*, *L. simanense.*

Die *Lithocarpoxylon* Hölzer aus Rumänien, vor allem *L. oligocenicum*, sind in ihrer anatomischen Struktur weitgehend mit den Fossilresten aus Bad Abbach vergleichbar (u.a. gehäufte Holzstrahlen mit heterozellularer Struktur). Aufgrund großer Ähnlichkeit werden die Hölzer vom Hängenberg als *Quercoxylon* cf. *L. oligocenicum* Petrescu benannt.

3. *Quercus* Hölzer und Zuwachszonen

Aus dem süddeutschen Molassebecken sind derzeit etwa 30 verkieselte Eichenhölzer von 19 verschiedenen Fundorten bekannt. Bei Eichenhölzern von 12 verschiedenen Fundorten, es sind ringporige Formen vom Typ der Weiß- und Roteichen, konnte die Breite der Zuwachszonen gemessen werden (Abb. 11-16). Die Zuwachszonen der nicht ringporigen *Quercoxylon* Hölzer vom Hängenberg erreichen eine maximale Breite von bis zu 7 mm. Über Holzwachstum (Erbanlagen, abiotische Faktoren), über Jahrringe, Umwelt und Dendroökologie informiert umfassend F. H. Schweingruber (1993).

Die vierstellige Zahl neben den Ortsnamen ist die Blatt-Nr. (Gradabteilungsblatt) der Topographischen Karte 1 : 25 000, auf denen die Fundorte der verkieselten Eichenhölzer

liegen: Allkofen (7139), Gansbach (7139), Hagelstadt (7139), Hängenberg (7038), Inkofen (7139), Landshut (7438), Neuburger Wald (7446), Niederleierndorf (7133), Oberbachern (7432), Obergraßlfing (7132), Regensburg (6938), Straß (7445) und Voggersberg (7238).

4. Dank

Privatsammlern sowie Mitarbeitern der Geowissenschaftlichen Institute der Universität München danke ich für wertvolle Hinweise auf Fundorte von verkieselten Eichenhölzern. Herzlicher Dank gilt ferner Herrn H. Mertel (Dünnschliffe), Herrn K. Dossow (Abb. 11-16) und Herrn R. R. Rosin, Institut für Holzforschung (Filmentwicklung, Bildabzüge).

5. Literatur

Barefoot, A. C. & Hankins, F. W. (1982): Identification of Modern and Tertiary Woods. – 189 p.; Oxford (Clarendon Press).

Brazier, J. D. & Franklin, G. L. (1961): Identification of hardwoods. A microscope key. – 96 p.; London (Her Majestry's Stationary Office).

Brett, D. (1960): Fossil oak woods from British Eocene.– Paleontology, **3**: 86–92, 2 pls.; London.

Carlquist, S. (1988): Comparative Wood Anatomy. – 436 p.; Berlin, etc. (Springer).

Gregory, M. (1994): Bibliography of systematic wood anatomy of Dicotyledons. Iawa Journal Supplement 1, 265 p.; Leiden (Netherlands).

Grosser, D. (1977): Die Hölzer Mitteleuropas. Ein mikrophotographischer Lehratlas. – 288 S.; Berlin etc. (Springer).

Iawa Committee of Nomenclature (1989): Iawa list of microscopic features for hardwood identification. – Iawa Bull., n. s., **10**: 219–332, 190 figs.; Leiden (The Netherlands).

Kramer, K. (1974): Die tertiären Hölzer Südost-Asiens (unter Ausschluß der Diptercarpaceae). – Palaeontographica, B, **144**: 45–181, 26 Abb., 2 Tab., 16 Taf.; Stuttgart.

Kräusel, R. (1939): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer's in den Wüsten Ägyptens. IV. Die fossilen Floren Ägyptens, Teil 3. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Abt., N.F., **47**: 1–140, 33 Abb., 23 Taf., 1 Tab.; München.

Krüssmann, G. (1977): Handbuch der Laubgehölze, Bd. II. – 486 S.; Berlin u. Hamburg (P. Parey).

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (1950): Anatomy of the Dicotyledons, Vol. 1 u. 2. – 1500 p.; Oxford (Clarendon Press).

Müller-Stoll, W. R. & Mädel, E. (1957): Über tertiäre Eichenhölzer aus dem pannonischen Becken. – Senck. lethaea, **38**: 121 - 168, 7 Abb., 9 Taf.; Frankfurt a.Main.

Oschmann, F. (1958): Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1:25000 Blatt Nr. 7038 Bad Abbach. – 184 S., 2 Abb., 3 Taf., 5 Beil.; München.

Panshin A. J. & Zeeuw, C. de (1970): Textbook of wood technology, Vol. 1.– 705 p.; New York etc. (McGraw-Hill Book Company).

Pearson & Brown (1932): Commercial Timbers of India, Vol. 2. – 981 p.; Calcutta (Government of India, Central Publ. Branch).

Petrescu, J. (1978): Studiul lemnelor fosile din Oligocenul din Nord Vestul Transilvaniei (rumänisch). – Memoires, **27**: 113–184, 39 Abb., 74 Taf.; Bucarest (Inst. Geol. Geophys.).

Prive, C. (1975): Étude de quelques bois de chênes tertiaires du Massiv Central, France. - Palaeontographica, B, **153**: 119–140, 12 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

Purkayastha, S. K. (1996): A Manual of Indian Timbers. – 612 p.; Calcutta (Sribhumi Publishing Company).

Schweingruber, F. H. (1993): Jahrringe und Umwelt, Dendroökologie. – 474 S.; Birmensdorf (Eidg. Forschungsanst.WSL).

Selmeier,A. (1971): Ein verkieseltes Eichenholz aus jungtertiären Schichten Niederbayerns (Aidenbach). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **11**: 205–222, 5 Abb., 2 Taf.; München.

Selmeier,A. (1986): Verkieselte Fagaceen-Hölzer aus jungtertiären Schichten Bayerns. – Cour. Forsch.–Inst. Senckenberg, **86**: 233– 247, 9 Abb.; Frankfurt a.Main.

Selmeier, A. (1992): Verkieselte Eichenhölzer, *Quercoxylon* Kräusel 1939, aus jungtertiären Schichten des nordalpinen Molassebeckens. - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **147**: 295–307, 6 Abb.; München.

Suzuki, M. & Ohba, H. (1991): A Revision of Fossil Woods of *Quercus* and its Allies in Japan. – The J. Japn. Bot., **66**: 255-274, 30 figs., 3 tabs.; Tokyo.

Wheeler, E. A., Lee, M. & Matten, L. C. (1987): Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of southern Illinois. - Bot. J. Linn. Soc., **95**: 77–100.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	37	135–138	München, 15. 12. 1997

Spuren eines präriesischen Meteoriteneinschlags in Nordostbayern

Von Kurt Lemcke, München*)

Herrn Dr. Dr. h. c. Artur Roll (Tübingen)
zum 90. Geburtstag gewidmet

Kurzfassung

Nach der Entdeckung stoßwellenmetamorpher und z. T. suevitähnlicher Gerölle in den Graupensanden der Grimmelfinger Schichten des Ober-Ottnang bei Ulm durch E. Buchner et al. (1996) muß angenommen werden, daß bei deren Verfrachtung und Ablagerung in der Graupensandrinne der Einschlag eines vielleicht mittelgroßen Meteoriten im Spiel war. Geröllbestand und Erhaltung der Gerölle weisen dabei als Herkunfts- und damit Einschlagsgebiet auf Nordostbayern, nicht etwa auf den um einige Jahrmillionen jüngeren Ries-Impakt.

Abstract

After the discovery by E. Buchner et al. (1996) of impact-induced shock metamorphism and partly suevit-similar coarse grains in the „Graupensand" of the „Grimmelfinger Schichten" (Upper Ottnangian) near to Ulm we have to assume an impact of a maybe medium-sized meteorite causing the transport and deposition of this detritus in the „Graupensandrinne". Spezies and conservation of the pebbles indicate NE-Bavaria as region of their origin and therefore striking area of this meteorite and not the area of the some m. y. younger Ries-impact.

Einleitung

Die in den Grimmelfinger Graupensanden bei Ulm entdeckten stoßwellenmetamorph beeinflußten Gerölle (Buchner et al. 1996), die z. T. dem Ries-Suevit ähneln oder gleichen (v. Engelhardt 1996, briefl.), werden von den Autoren unmittelbar vom Ries-Impakt hergeleitet – als dessen umgelagerte Auswurfmassen. Da das Riesalter mit großer Sicherheit nach radiometrischen Altersbestimmungen auf ca. 15 Mio. Jahre datiert wird, die Entstehung und Füllung der Graupensandrinne jedoch nach paläontologischer Gesamtsituation vor 18–19 Mio. Jahren erfolgt sein dürfte, ergibt sich eine zeitliche Diskrepanz von mindestens 3 Mio. Jahren, die die bisherigen, jahrzehntelang von vielen Experten erarbeiteten Vorstellungen von Stratigraphie und Paläogeographie der jüngeren Molasse umwerfen würde – und dies nicht nur für deren NW-Rand zwischen Ries und Bodensee. Angesichts so weittragender Konsequen-

*) Prof. Dr. Kurt Lemcke, Fritz-Reuter Straße 19 a, D-81245 München – Diskussionsbeitrag beim Kolloquium „Graupensandrinne", Tübingen, 12. 7. 1997.

zen muß besonders sorgfältig geprüft werden, ob die behauptete Gleichzeitigkeit von Ries-Impakt und Graupensanden und damit ihr Zusammenhang wirklich und unausweichlich besteht und ob auch die Indikationen aus dem geologischen Umfeld dazu passen.

Die Hypothese von Buchner et al. ist unzutreffend

Die Graupensandrinne wirkt auf Abb. 2 des Aufsatzes von Buchner et al. nur durch die große, fast 100-fache Überhöhung schluchtartig – ihre Flanken haben in Wirklichkeit meist kaum 1–2° Neigung gegen die Horizontale. Ihr Tal folgte bei seiner Eintiefung vermutlich als sich nach und nach verlängernder Unterlauf von Urmain/Urnaab dem Zurückweichen des Meeres der Ob. Meeresmolasse zur Schweiz, vielleicht etwa im ehemaligen Verlauf einer beckenrandparallelen früheren Küstenströmung, die schon im Unter-Ottnang (und früher) Material aus Nordost-Bayern submarin bis über den Bodensee hinaus nach Südwesten transportiert hatte (Lemcke 1985:16). Es gehört also zum Entwässerungssystem der Nordumrandung des Molassebeckens, das – in Funktion seit spätestens Unteroligozän (Lemcke l. c.: Fig. 1) – Sedimentzufuhren geliefert hat, deren Herkunft aus nördlicher Richtung in zahlreichen Untersuchungen immer wieder durch Schwerminerale und Gerölle bestätigt wurde. Dies letztere ausgerechnet für die Graupensande mit ein paar dürren Sätzen, ohne Diskussion und ohne handfeste Belege, glattweg zu bestreiten (Buchner et al.: 174/175), trägt nicht zur Glaubwürdigkeit der Autoren bei.

Längst ist mittlerweile bekannt und unwiderlegbar erwiesen, daß der Ries-Impakt während der Ob. Süßwassermolasse und nicht vor ihr erfolgt ist. Dies bezeugen allochthone wie autochthone Vorkommen der OSM im Einschlagskrater und in seiner näheren Umgebung (z.B. Grube Berg/Donauwörth), wie auch in größerer Entfernung in ihr gefundene „Brockhorizonte" mit Auswürflingen (z.B. Gallenbach, Stephan 1952). Trotzdem verlegen die Autoren in Wort (S. 180) und Bild (Abb. 4) den Einschlag in die beginnende Brackwassermolasse, ca. 1 Mio. Jahre vor den angeblichen Beginn der OSM. Dies widerspricht eklatant der direkten Beobachtung über Tage und ist unannehmbar!

Ebenso negative Konsequenzen für die neue Hypothese liefert schon eine oberflächlich-kritische Betrachtung des Geröllbestandes der Graupensande:

1. Kiderlen (1931: 286 ff), dem damals sicherlich noch alle Aufschlüsse der Graupensande bekannt waren, beschreibt als am zahlreichsten Quarzgerölle, meist nur kantengerundet, oft mit Politur und Kiesel- oder Verwitterungsrinde, bisweilen auch zerfressen und durchhöhlt. Sie müssen also vor ihrer Verfrachtung in die Graupensandrinne längere Zeit an der Erdoberfläche gelegen haben, was im Ries-Gebiet bestimmt nicht der Fall sein konnte. Sie können daher nicht vom Ries-Einschlag stammen.
2. An 2. Stelle nach den Quarzen nennt Kiderlen die meist kantigen, nur selten vollständig gerundeten Feldspäte oft beachtlicher Korngröße, deren Anteil nach den Autoren durchschnittlich 25% (!) beträgt. Für derartige Mengen gibt es in Ries-Nähe kein Ausgangsgestein, weder in der „Bunten Brekzie" noch im Suevit. Sie können daher ebenfalls nicht vom Ries-Einschlag stammen.
3. Nach den Autoren (S. 175) haben sich die meisten der bisher als Lydite angesprochenen Gerölle als zum Oberjura gehörend herausgestellt. Was aber ist mit dem Rest? Man sollte da nicht verschweigen, daß durchaus kompetente Bearbeiter in ihm immer wieder Gerölle wie etwa Kieselschiefer gefunden haben, die einwandfrei zum nordostfränkischen Paläozoikum gehören
4. Andererseits fehlen in den Graupensanden alle Gesteine aus der Trias und dem tieferen Jura der „Bunten Brekzie" des Rieses.

Bei dieser Sachlage ist vor allem zu fragen, woher die Hauptkomponenten der Graupensand-Gerölle, Quarz und Feldspat, kommen konnten. Als Liefergebiet kommt da offensichtlich nur Nordostbayern (nördliche Oberpfalz) in Frage, wo sich die großen Quarz-, Feldspat- und Kaolinvorkommen befinden, also etwa der Raum Tirschenreuth-Weiden (Schmid & Weinelt 1978: 120–134). Dies, wie schon moniert, auch nur als Möglichkeit einfach auszuschließen (S. 174), ist angesichts so gewichtiger Pro-Argumente wissenschaftlich unhaltbar. Für die Hypothese einer Herleitung der Graupensande aus dem Ries bleibt somit nur die Ähnlichkeit der in ihnen entdeckten Stoßwellenmetamorphose und von Suevitgeröllen mit entsprechenden Ries-Gesteinen – alles übrige spricht in erdrückender Weise dagegen. Lithologische Ähnlichkeiten oder Gleichheiten aber sind keine Alterskriterien (u.a. v. Bubnoff 1931: 116 ff).

Neue Deutung der Ergebnisse von Buchner et al.

Die qualitativ wie quantitativ höchst ungewöhnliche Fazies der Graupensande ist schon vielen Bearbeitern aufgefallen, ohne daß bei Deutungsversuchen dieser Besonderheiten daran gedacht wurde, daß vielleicht ein größerer Meteoriteneinschlag im Spiel sein könnte. Dieser ist nun – quasi als Tüpfelchen auf dem „i" – durch die hochinteressante Entdeckung der Autoren erwiesen, so daß für seine Kombination mit der so gut wie zweifelsfreien Herleitung der Rinnenfüllung aus Nordost-Franken – ähnlich einem Indizienbeweis – kaum etwas anderes übrig bleibt als etwa folgendes Szenario:

Nach dem Rückzug des OMM-Meeres aus dem deutschen Molassebecken im Ober-Ottnang ereignet sich - nur ca 150 km vom späteren Ries entfernt - im Oberpfälzer Wald, in der quarz- und feldspatreichen Gegend etwa von Tirschenreuth-Pleystein, der Einschlag eines vielleicht mittelgroßen Meteoriten, u. zw. ± direkt in das dort wohl schon damals anstehende Moldanubikum, dessen gute Übereinstimmung mit dem moldanubischen Grundgebirge in der Tiefe des Rieses z. B. von Schmidt-Kaler & Treibs (1970: 9) besonders hervorgehoben wird; hier wie dort könnten daher wohl auch ohne Zeitgleichheit sich ähnelnde Impaktgesteine wie Suevit entstanden sein. Die dem Einschlag unvermeidlich folgenden Wolkenbrüche werden dann in gewaltigem Schwall große Mengen von Verwitterungsschutt mit viel Quarz und Feldspat, anfangs auch etwas über das Umland verstreuten Suevit, rasch und katastrophal in die Vorfluter Urmain und Urnaab geschwemmt haben; in deren Unterläufen blieben sie als „Graupensande" liegen, da die sich danach wieder normalisierende Wasserführung der Flüsse sie kaum weiterbewegen konnte. Der Reichtum an Quarz und Feldspat im Geröllbestand sowie die übermäßig schlechte Sortierung und das fast völlige Fehlen von Jurakalk-Geröllen (S. 172 u. 179) finden damit eine zwanglose Erklärung.

Graupensande und Ries haben also räumlich offenbar nichts miteinander zu tun, nach den Informationen aus Stratigraphie und Paläontologie auch zeitlich nichts. So besteht kein Anlaß, den Vorstellungen der Autoren Buchner et al. zu folgen, doch haben sie dankenswerter Weise den Weg zur Entdeckung eines bisher unbekannten älteren Impakts gewiesen, dessen Spuren nicht fortgetragen und verwischt wurden, wie es später einem Großteil des Ries-Auswurfs in dem kraftvollen, von Alpenflüssen gespeisten Stromsystem der Oberen Süßwassermolasse geschah. Daß bisher aus Oberpfalz/Oberfranken keine Reste eines Meteoritenkraters bekannt sind, mag daran liegen, daß der Meteorit vermutlich kleiner war als der vom Ries. Außerdem wird er in einem Gebiet eingeschlagen sein, in dem seit fast 20 Mio. Jahren flächenhafte Abtragung geherrscht hat und nicht, wie auf der Alb, Karst-Hydrologie mit ihrer Konservierung alter Landschaftsformen. Überdies hat man dort wohl auch noch nie nach den Spuren eines Einschlagkraters gesucht.

Zitierte Literatur

Bubnoff, S. von (1931): Grundprobleme der Geologie. – V + 237 S, 48 Abb.; Berlin (Bornträger).

Buchner, E., Seyfried, H. & Hische, R. (1996): Die Graupensande der süddeutschen Brackwassermolasse: ein incised Valley-Fill infolge des Ries-Impaktes. – Z. dt. geol. Ges., **147/2**, 169–181, 10 Abb., 1 Tab., Stuttgart.

Kiderlen, H. (1931): Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des süddeutschen Tertiärs. – N. Jb. Min. etc, Beil. Bd. **66**, Abt. B: 215–384, 15 Abb., 2 Taf., Stuttgart.

Lemcke, K. (1985): Flußfracht von Ur-Main und Ur-Naab in der Schweiz und im deutschen Molassebecken. - Bull. Ver. schweiz. Petroleum-Geol. u. -Ing., **51/121**: 13–21, 1 Fig., Losone.

Reichenbacher, B. et al. (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Zeitschrift der dt. Geolog. Ges., im Druck.

Schmid, H. & Weinelt, W. (1978): Lagerstätten in Bayern. – Geol. Bavarica, **77**: 3–160, 1 Beil., München.

Schmidt-Kaler, H. & Treibs, W. (1970): Exkursionsführer zur Geologischen Übersichtskarte des Rieses 1:100 000. – Bayer. Geol. L. A.: 68 S., 14 Abb., 2 Beil., München.

Stephan, W. (1952): Ein tortoner vulkanischer Brockhorizont in der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Geol. Bavarica, **14**: 76–85, 2 Abb., München.

Richtlinien für die Autoren

Artikel zur Veröffentlichung in den Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie sind zu senden an die Schriftleitung:

Prof. Dr. Kurt Heißig, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/II, 80333 München

Einsendeschluß ist jeweils der 31. Mai.

Die Texte sind grundsätzlich ausgedruckt und auf Diskette einzureichen. Der Umfang eines Artikels sollte einschließlich der Tafeln 30 Druckseiten nicht überschreiten. Außer in Deutsch werden Artikel in den Verhandlungssprachen der EU akzeptiert.

Der Überschrift sollten folgen: Die Autorennamen (zentriert) mit Adressen (als Fußnote), darunter die Anzahl der Abbildungen, Tabellen und Tafeln (zentriert), darunter Kurzfassungen in Deutsch und einer oder mehreren Fremdsprachen, bei längeren Texten ein Inhaltsverzeichnis ohne Angabe der Seitenzahlen.

Eine ausgeschriebene Gliederung sollte dem Dezimalsystem folgen.

Für den Datenträger werden folgende **Schreibprogramme** akzeptiert: Alle Versionen von MS Word, WordPerfect, Quark XPress, PageMaker.

Folgende **Formatiermerkmale** sollen auf dem Datenträger vorhanden sein:

Autorennamen (auch mit Vorname) in Kapitälchen (keinesfalls groß!)

Fossilnamen (nur Gattungs- und Artniveau) in Kursiv

Gesamtüberschrift: Fett, zentriert

Überschriften 1. Grades: Fett, zentriert

Überschriften 2. Grades: Normal, zentriert (evtl. gesperrt)

Absätze sind nur durch (automatische! oder Tab.) Einrückung, nicht durch Leerzeilen voneinander zu trennen.

Tabellen sind entweder in reprofähiger Form beizugeben oder computergeneriert auf der Diskette (EPS-, TIFF-Format) zu speichern. Im zweiten Fall sollen sie in das Satzspiegelformat der Mitteilungen passsen: 126 x 198 mm. Reprofähige Tabellen werden auf Satzspiegel verkleinert falls nötig. Die Schriftgröße sollte darauf eingerichtet werden, daß die Tabelle dann lesbar bleibt.

Textabbildungen und **Tafeln** sind im Original, notfalls mit Verkleinerungsmaßstab beizugeben. Falls eine Verkleinerung auf Satzspiegel vorgesehen ist, sollte ein Balkenmaßstab auf der Tafel oder Abbildung vorhanden sein, da dies genauer ist als Angaben auf der Tafel- oder Abbildungserläuterung.

Im **Literaturverzeichnis** ist außer Seitenangaben auch die Zahl der Textabbildungen, Tabellen und Tafeln anzugeben. Die Jahrgangs- oder Band-Nr. ist fett zu formatieren.

Jedes einzelne Zitat entspricht dabei einem Absatz, dessen erste Zeile am Seitenrand, ohne Absatzeinzug beginnt. Die weiteren Zeilen sind dagegen (automatisch oder Tab.) eingerückt. Zwischen den Zitaten werden keine Leerzeilen eingeschoben.

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und historische Geologie

Heft 37, 1997

INHALT

GRIMM, KIRSTEN, I.: *Pseudarcella rhumbleri* SPANDEL, 1909 (Tintinnina) aus dem Rupelium (Oligozän) des Mainzer Beckens 3

GRADL, HORST & GERHARD SCHAIRER: Ammoniten von Kälberberg (Nördliche Frankenalb) (Oberoxford bis Unterkimmeridge) 9

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & SEYED ALI AGHANABATI: Ammoniten aus der Baghamshah-Formation (Callov, Mittlerer Jura) NW Tabas (Zentraliran) 27

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, NERIMAN: Weitere Beiträge zur jungtertiären Fischfauna von Thrakien (Türkei) 41

HALLER-PROBST, MELITTA, S.: Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten 53

RUMMEL, MICHAEL: *Mixocricetodon dehmi* n. gen., n. sp., ein neuer Cricetide (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittelmiozän von Süddeutschland 75

SELMEIER, ALFRED: Fossil wood from Allan Hills and Litell Rocks, Victoria Land, Antarctica 95

SELMEIER, ALFRED: Tertiäre *Lithocarpus* Hölzer aus Bad Abbach (Bayern, Süddeutschland) 119

LEMCKE, KURT: Spuren eines präriesischen Meteoriteneinschlags in Nordbayern 135

München, 15. Dezember 1997
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger GmbH, 84503 Altötting
ISSN 0077–2070

QE
701
M96
NH

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie u. histor. Geologie

38

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	300 S.	München, 15. 12. 1998

ISSN 0077–2070

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und histor. Geologie

SMITHSONIAN
JUL 14 1999
LIBRARIES

HEFT 38

INHALT

KAYA, ORHAN, ERNST DIETER MÜLLER, NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN & TANJU KAYA: Biostratigraphic and environmental aspects of the Late Miocene-Early Pliocene deposits in Develiköy (Manisa, Turkey) 3

EBLI, OSKAR & FELIX SCHLAGINTWEIT: On some biostratigraphically important microfossils (benthic foraminifera, dasycladales) from subsurface Late Jurassic-Early Cretaceous shallow water limestones of S-Germany 9

SCHWEIGERT, GÜNTER, GERD DIETL & MARTIN RÖPER: *Muensteria vermicularis* STERNBERG (Vermes, Sabellidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands 25

FISCHER, PIA: Die Bivalvenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM 1820), Limidae 39

GRÜNDEL, JOACHIM & ALEXANDER NÜTZEL: Gastropoden aus dem oberen Pliensbachium (Lias δ_2, Zone des *Pleuroceras spinatum*) von Kalchreuth östlich Erlangen (Mittelfranken) 63

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & MOHAMMAD MOHAMMADI-MONFARED: Ammoniten aus dem Oberen Jura des Nordiran 97

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER, SEYED ALI AGHANABATI, FRANZ FÜRSICH, BABA SENOWBARI-DARYAN & MAHMOUD REZA MAJIDIFAR: *Cadomites* aus der unteren Baghamshah-Formation (Oberbathon, Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran) 111

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & SEYED ALI AGHANABATI: *Bullatiomorphites* aus dem Oberbathon (Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran) 121

WITT, WOLFGANG W.: Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 14. Ostracoden 135

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, NERIMAN: Cyprinidae (Pisces) aus dem Jungtertiär von Alpagut-Dodurga bei Çorum (Mittelanatolien, Türkei) 167

FAHLBUSCH, VOLKER: Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 15. Jüngster Nachweis des Schuppentieres *Necromanis* (Pholidota, Mammalia) in Deutschland 183

WESSELS, WILMA: Gerbillidae from the Miocene and Pliocene of Europe 187

SRIVASTAVA, RAHUL: Biomechanical analyses of rodent incisors: a morphological and microstructural adaptation 209

SRIVASTAVA, RAHUL & BAHADUR SINGH KOTLIA: Propagation of cracks and structural reinforcement in the enamel of arvicolid Molars (Mammalia, Rodentia) 227

ALROY, JOHN, RAYMOND L. BERNOR, MIKAEL FORTELIUS & LARS WERDELIN: The MN System: Regional or Continental? 243

SELMEIER, ALFRED: *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp. from the East Bavarian Molasse with disjunctive ray cell walls 259

SELMEIER, ALFRED: Aufsammlungen von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich 275

München, 15. Dezember 1998
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	300 S.	36 Taf.	München, 15. 12. 1998

ISSN 0077–2070

Herausgegeben von Prof. Dr. Reinhold Leinfelder,
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie
und historische Geologie
Redaktion: Prof. Dr. Kurt Heißig

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	3–7	München, 15. 12. 1998

Biostratigraphic and Environmental Aspects of the Late Miocene-Early Pliocene Deposits in Develiköy (Manisa, Turkey)

Orhan Kaya*, Ernst Dieter Müller**, Neriman Rückert-Ülkümen**, and Tanju Kaya***

With 3 Figures

Kurzfassung

Nach bisheriger Kenntnis besteht die jungobermiozän-unterpliozäne Schichtenfolge von Develiköy (Manisa, Türkei) aus einer unteren klastischen Einheit (Çamlı-Formation) und einer oberen karbonatisch-klastischen Einheit (Urla-Formation). Diese Schichtfolge wird diskordant von gleichmäßig rötlichen klastischen Sedimenten (Halitpaşa-Formation) mit noch unbekanntem Alter überlagert. Die untere Altersgrenze für die Urla-Formation ist aufgrund des Vorkommens von Säugern Turolium. Das bisherige Mindestalter Unterpliozän kann, basierend auf Mollusken und Algen, auf höhere Teile der Formation ausgeweitet werden. Die fossile Flora und Fauna weisen darauf hin, daß die Urla- Formation in einem limnisch-lakustrischen Flachwasser-Milieu abgelagert wurde.

Abstract

The known late Late Miocene to Early Pliocene sequence in Develiköy (Manisa, Turkey) consists of a lower clastic unit (the Çamlı formation) and an upper carbonate-clastic unit (the Urla formation). This sequence is overlain unconformably by uniformly reddish clastic deposits (the Halitpaşa formation) as yet of unknown age. The lower age limit for the Urla formation is Turolian on the basis of mammalian evidence. The known Early Pliocene upper age limit may be extended to the higher parts of the formation on the basis molluscs and algae. Fossil flora and fauna suggest that deposition of the Urla formation took place under fresh water, shallow, lacustrine conditions.

Introduction

The Develiköy area lies 6 km SE of Saruhanlı (22 km NE of Manisa) (Fig. 1). The Late Cenozoic sedimentary assemblage in the Develiköy area consists of two different sequences separated by a low-angle unconformity (Fig. 2): a lower, mainly light-colored, clastic and carbonate sequence, and an upper, reddish, clastic sequence. The lower sequence is known to

*) Prof. Dr. Orhan Kaya , D. E. Univ., Jeoloji Mühendisligi Bölümü, 35100 Bornova, Izmir,Türkei.
**) Dr. Ernst Dieter Müller and Dr. Neriman Rückert-Ülkümen, Bayerische Staatssamlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München.
***) Doz. Dr. Tanju Kaya, Ege Univ., Tabiat tarihi Müzesi, 35100 Bornova, Izmir, Türkei.

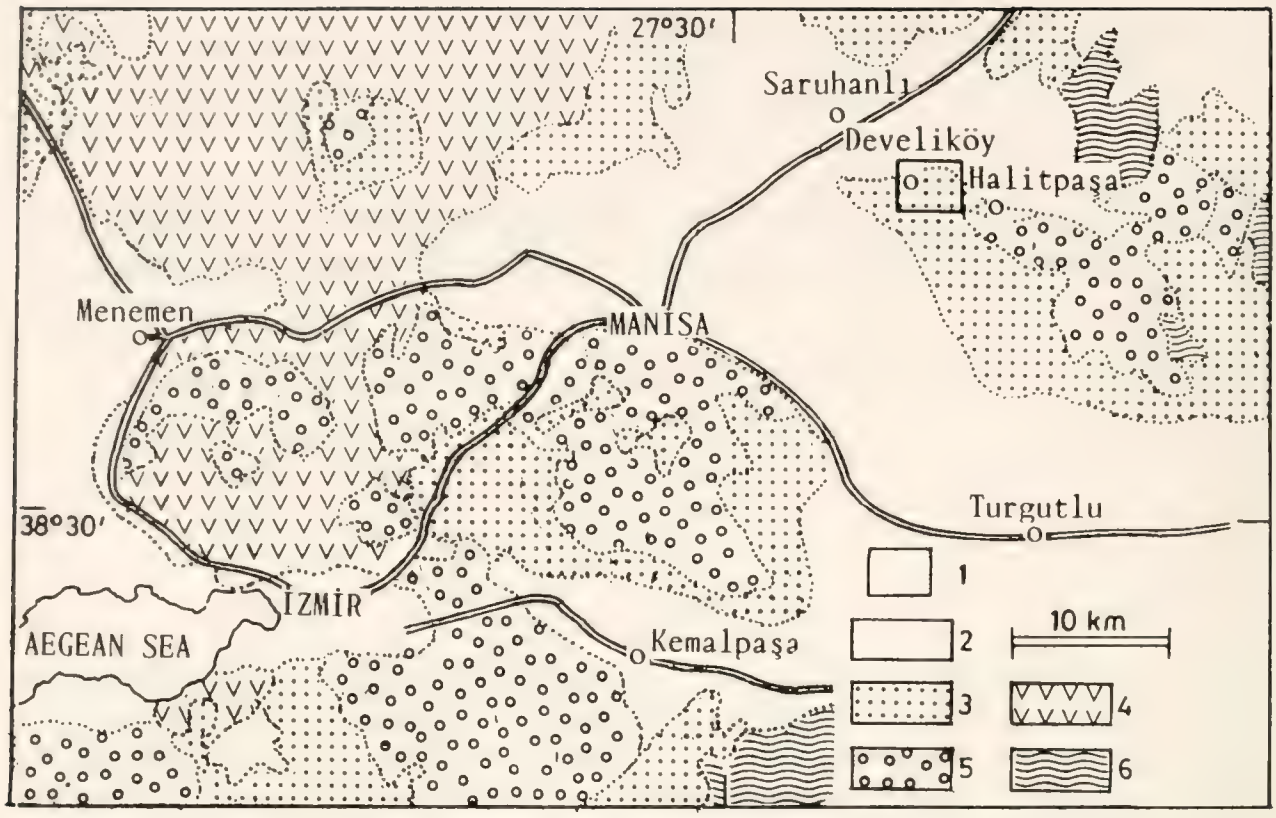


Fig. 1: Location of the study area. 1, Develiköy; 2, Alluvium; 3, Late Cenozoic sedimentary rocks; 4, Late Cenozoic volcanic rocks; 5, Late Cretaceous-Early Paleocene olistostrome-turbidite unit; 6, Menderes crystalline rocks.

be late Late Miocene (OZANSOY, 1960) to early Early Pliocene (SEN et al., 1989) in age. This sequence is divisible into a lower clastic unit, the Çamlı formation, and an upper carbonate-clastic unit, the Urla formation (Fig. 2), in terms of stratigraphical nomenclature proposed by KAYA (1981). No age diagnostic fossil is recorded from the reddish clastic sequence. This study presents new faunal and floral elements for the late Late Miocene to Early Pliocene deposits, on the basis of a composite and partial stratotype (Fig. 3) introduced for the first time.

Çamlı formation

This unit comprises primarily light-colored conglomerates and pebbly lithic sandstones, and minor sandy to pebbly mudrocks and limestones. It rests unconformably on the Late Cretaceous to Early Paleocene ophiolite-related rocks. The deposition took place in alluvial fan environment bounded by a developing fresh water lake. The depositional aspects of the basal fanglomerate suggest the control of growth faults.

Urla formation

This unit consists of light-colored limestones, mudrocks and sands which intergrade laterally and vertically. The composite stratotype for the upper part of the formation is situated between the map coordinates 56.67: 82.09 and 56.31: 82.09 (K19-d2). The limestones are fresh water lacustrine deposits. They are locally rich in fresh water oncoids, composite algal encrustations and fragmented algal and molluscan detritus. They exhibit widespread syndepositional, contractional structures. Mudrocks, which are variably calcareous, bear primarily the late diagenetic imprints of carbonate enrichment under the control of fracture

systems. Sands are texturally mature, and occur as coastal dunes and channel fillings. The contact between the Urla formation and the Çamlı formation is conformable and gradational in local sense, but diachronous in areal scale.

Age. - The Urla formation contains a wide assortment of fossils that include macro- and microvertebrates, ostracods, gastropods, algae and fish remnants. Two fossil horizons are known from previous work (Fig. 3):

H* 111: OZANSOY (1960) recognized first mammals: *Mustela* sp., *Lycyaena* sp., *Dipoides anatolicus* OZANSOY, *Hipparion matthewi* ABEL, *Tragocerus* sp., *Palaeoryx* sp., *Gazella gaudryi* SCHLOSSER and *G. depertida* GERVAIS, and assigned a late Late Miocene age in terms of time scale of STEININGER et al. (1990). ARSLAN (1984, 1987) collected *Hipparion* sp. and *Crocuta eximia* (ROTH and WAGNER) from the same fossil horizont, and reported an Early Vallesian age.

H 130: About 22 m above H 111 ŞEN et al. (1989) introduced a microvertebrate fauna comprising *Castillomys debruijni* ŞEN, JAEGER, DALFES, MAZIN and BOCHERENS, *Apodemus* sp., *Pseudomeriones* sp., *Spermophilinus* sp. and *Prolagus michauxi* LOPEZ MARTINEZ in the upper part of the lower unit, and recorded an Early Pliocene (Early Ruscinian) age.

New evidence for the lower age limit of the Urla formation is as followed:

H 212 is the oldest mammalian fossil horizon, about 52 m below H 111. *Hipparion matthewi* ABEL assignes a Turolian age to the basal part of the Urla formation.

H 111: The recent recognition of *Hipparion matthewi* ABEL, *H. mediterraneum* ROTH and WAGNER and *Tetralophodon longirostris* (KAUP) indicates a Turolian age for this known fossil horizon.

Molluscs and algae in still younger strata may suggest Early Pliocene termination of the Urla formation.

H 71: The Alga *Nitellopsis* (*Tectochara*) *meriana* (ALEX BRAUN ex UNGER) GRAMBAST et SOULE MÄRSCHE signifies an upper age limit of Pliocene (B. BASSLER, pers. comm.).

H 85: The Gastropod *Gyraulus* aff. *crista* (DRAPARNAUD), in accordance with mammalian chronology, is indicative for an upper age limit of Early Pliocene age.

Environment.- In the upper half of the Urla formation the mudrocks are sporadically rich in molluscs, ostracods, fish remnants, Characeae-oogonians and seeds. The molluscs represented by the families of Valvatidae (*Valvata*), Bithyniidae (*Bithynia*), Planorbidae (*Anisus, Gyraulus*) and Lymnaeidae (*Galba, Stagnicola, Radix*) are as a whole fresh water residents, however tolerable to very slight brackish water conditions. The lacustrine environment is influenced periodically by swamps (e.g., *Galba* and *Stagnicola*), rivers and lakes (e.g. *Bithynia*). The fish remnants include pharyngeal teeth and otoliths of the Cyprinidae. The genus *Alburnus, Cyprinus*, *Tinca* and *Prolebias* are also fresh water indicators. The water plantain *Alisma plantago-aquatica* LINNAEUS signifies slowly flowing waters or swamps. *Scrophularia peregina* LINNAEUS and related brown wort-plants may represent climatic conditions similar to those of the drier parts of the Mediterranean macrovertebrates.

The fossils are primarily life assemblages, and less commonly death assemblages. Land-derived fossils (gastropods and vertebrates) are in minor amounts.

*H: Horizon

Halitpaşa formation

The name Halitpaşa formation is here applied to a primarily brownish red and heterogeneous rock succession of mudrocks, conglomerates and sandstones, and very minor limestone and coal. Partial stratotype representing the base of the unit, is exposed between 56.31: 82.09 and

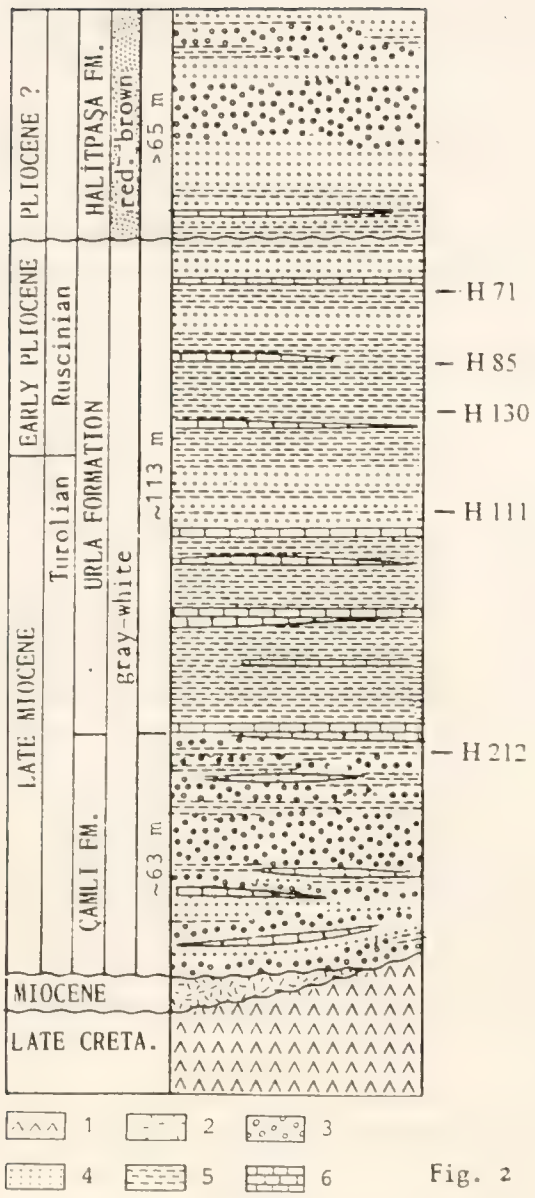


Fig. 2

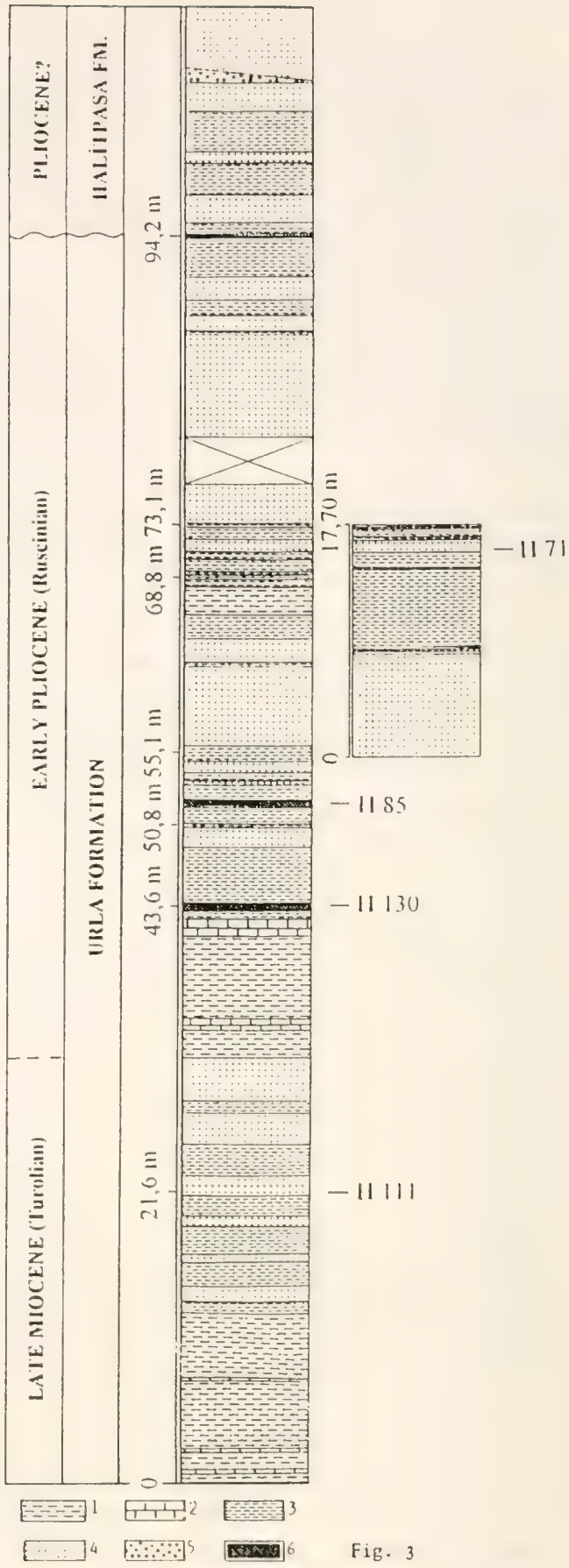


Fig. 3

Fig. 2: Generalized rock succession of the study area. 1; Ophiolite – related olistostrome; 2, intermediate volcanic rocks; 3, conglomerate; 4, sand, sandstone; 5, mudrocks; 6, limestone.

Fig. 3: Composite stratotype for the upper part of the Urla formation and the lowermost part of the Halitpaşa formation. 1, limy mudrocks; 2, limestone; 3, mudrocks; 4, sand; 5, conglomerate; 6, coal and coaly mudrocks.

Both figures not to scale.

56.31: 82.03 (K19-d2) (Fig. 3). The brownish red mudrocks which characterize the unit, include poorly to moderately indurated mudstones and sandy mudstones.

The Halitpaşa formation rests with a low-angle erosional unconformity on the Urla formation. The formation is seemingly free of age diagnostic fossils.

Conclusions

The lacustrine upper part (the Urla formation) of the Late Miocene to Early Pliocene deposits has an early age limit of Turolian. Layers stratigraphically younger than the known fossil horizon that yielded an Early Pliocene age seem to persist in this age. Floral and faunal evidence indicates that the Turolian-Early Pliocene deposition occurred in freshwater, shallow, lacustrine environment.

Acknowledgement

The authors thank Prof. Dr. A. Tekdeger, A. Knappe, S. Hassenrück and S. Eichorn from Freie Universität Berlin, and T. Gürpinar and S. Erdogan from Dokuz Eylül Universitesi Izmir for sampling and preparatory work.

References

Arslan, F.(1984): Düzpınar (Manisa) Miyosen omurgalı faunası Hippparionlarında odontolojik degişimler.- T.J.K. Bult., C.27, 17-20; Ankara.

Arslan, F.(1987): Sur la presence d'un fossile Carnivore a Duzpınar (Manisa) .-J. Fac. Sci., Ege Univ., Series B, Vol.9, No.1: 17-20;Izmir.

Kaya, O.(1981): Miocene reference section for the coastal parts of West Anatolia.- Newsl. Stratigr., 10(3): 164-191; Berlin-Stuttgart.

Nolf, D. (1985): Otolithi Piscium.- Handbook of Paleoichthyology,10: 1-145, Abb. 1-81; Stuttgart-New York.

Ozansoy, F. (1960): Stratigraphie cénozoique continentale de la région de l'Ege (le sud de Balıkesir, Soma-Bergama, Akhisar et Tire - en partie -). Bull. Mineral research Exploration Inst. Turkey (Foreign Edition) Ankara.

Rückert-Ülkümen, N. & Kaya, O. (1993): Neue Beiträge zur Tertiär- Stratigraphie und Otolithenfauna der Umgebung von Istanbul (Küçükçekmece- und Büyükçekmece See), Türkei.- Mitt. Bayer.Staatsslg. Paläont. hist. Geol. 33: 51-89, 5 Taf., 5 Abb.; München.

Steininger,F.F., Bernor,R.L. and Fahlbusch, V.(1990): European Neogene marine/continental chronologic correlations.-In:Lindsay E.H., Fahlbusch, V. and Mein, P., (eds.): European Neogene mammal chronology. Plenum Press: 15-48; New York.

Sen, S., Jaeger, J-J, Dalfes, N., Mazin, J-M., and Bocherens, H. (1989): Découverte d'une faune de petits mammifères pliocènes en Anatolie occidentale.- C.R.Acad. Sci. t. 309, Série H: 1729-1734; Paris.

Weiler, W. (1968): Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 117, Otolithi Piscium (Neubearbeitung): 1-196; s-Gravennhage.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	9–23	München, 15. 12. 1998

On some biostratigraphically important microfossils (benthic foraminifera, dasycladales) from subsurface Late Jurassic-Early Cretaceous shallow water limestones of S-Germany

By Oskar Ebli* & Felix Schlagintweit**

With 2 figures, 5 tables and 3 plates

Kurzfassung

Aus Flachwasserkalken des Obertithon-Berrias der in den 60er Jahren abgeteuften Molassebohrungen Utting und Endorf/Oberbayern werden einige biostratigraphisch bedeutsame Mikrofossilien (benthonische Foraminiferen, Dasycladaceen) beschrieben. Paläogeographische und lithofazielle Beziehungen zu den schweizerisch-französischen subalpinen Ketten werden diskutiert.

Abstract

Some biostratigraphically important microfossils (benthic foraminifera, dasycladales) are described from Upper Tithonian-Berriasian neritic limestones from the Upper Bavarian drillings of the sixties from Utting and Endorf. Paleogeographic and lithofacies relationships with the French-Swisse subalpine chains are discussed.

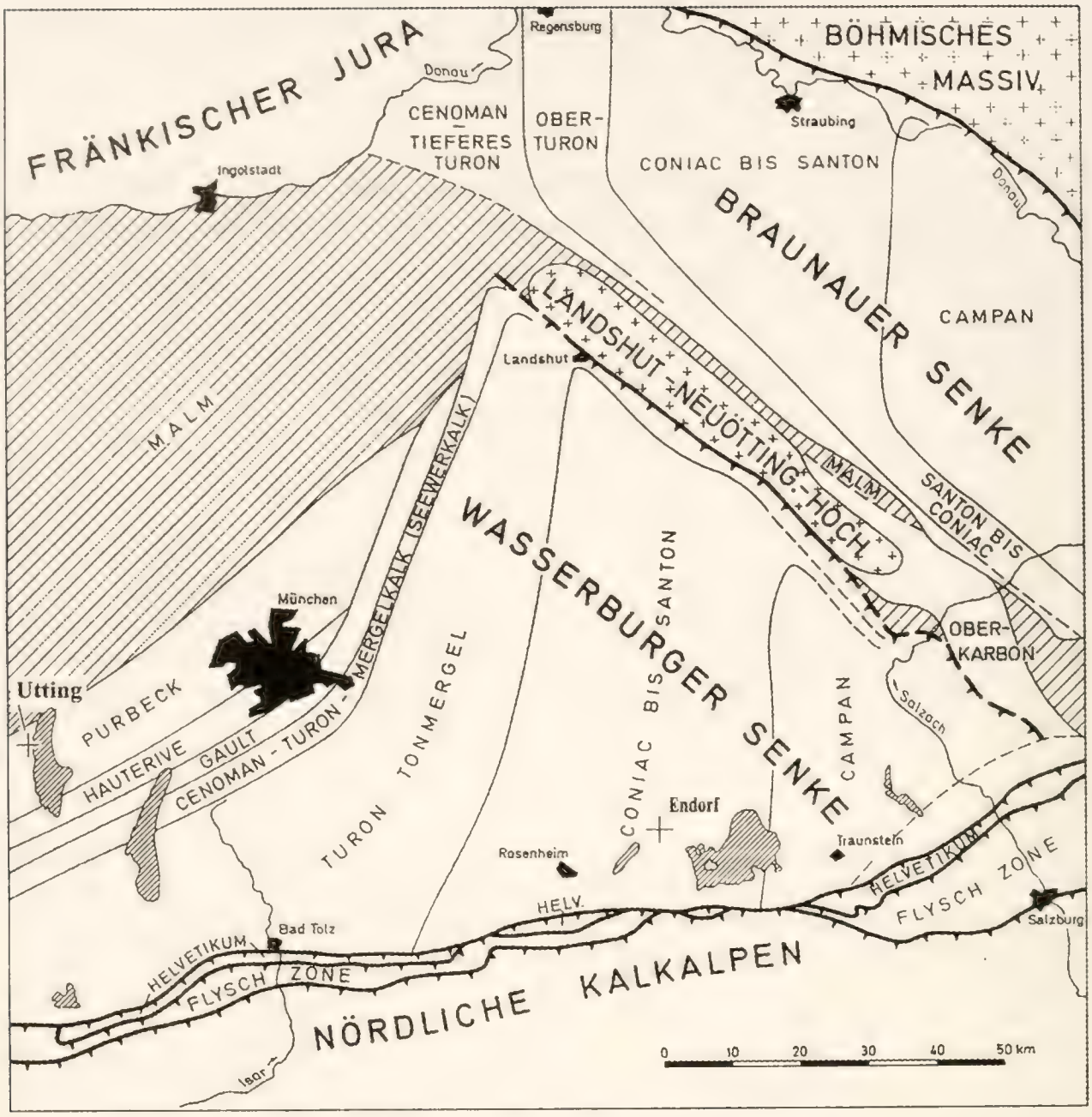
Content

1. Introduction 9
2. Material 11
3. Paleontological part 12
3.1 Benthic foraminifera 12
3.2 Dasycladales 15
4. Conclusions 17
References 18

Introduction

The Franconian Alb (plateau) of Southern Germany represents the eastern end of an extensive SW-NE running Jurassic mountain chain. The youngest Jurassic outcrops belong to the Neuburg Formation of Upper Tithonian age (Barthel 1969). These shallow water

* Dr. O. Ebli, c/o: Institute for Paleontology, Richard-Wagnerstraße 10, D-80333 Munich.
** Dr. F. Schlagintweit, Lerchenauerstraße 167, D-80935 Munich.



Text-Fig. 1: Distribution of Late Jurassic to Cretaceous sediments below the Subalpine Molasse after LANGE (1981) and location of the drillings of Utting and Endorf.

limestones only occur in the region of Neuburg, along the Danube river, because, due to the Tithonian regression, the sea retreated southwards in the direction of the Helvetic zone. The western part of the forealpine realm, from Eastern Switzerland to the river Lech, was not covered by the sea. To the north-east, the shallow epicontinental sea was bordered by the NW-SE running Landshut-Neuötting structural high, that during the (Upper) Cretaceous period, separated two troughs, the north-eastern „Braunauer Senke" and the south-western "Wasserburger Senke" (e.g. LEMCKE 1981; HERM 1978). Due to this constellation, the knowledge of Cretaceous paleogeography south of the Danube river, below the forealpine Molasse clastic blanket only stems from boreholes that have been drilled for hydrocarbon prospecting. Amongst them, the borehole of Miesbach was the deepest, reaching down to 5748 m. In the period 1953 to 1979 a number of 37 oil and gas fields were prospected (LEMCKE 1981: p. 15).

The information obtained from the numerous wells showed that the sediments just below the Molasse get younger from the west (area of Munich) to the east, from the Purbeckian till the

Campanian (LANGE 1981; Fig. 1). The lower/middle Berriasian, dated by means of ostracods, is known from wells beneath the Molasse zone, reported as „Purbeckian", consisting of brackish-saline facies (e.g. BARTHEL 1969: p. 151, well Ampfing 1). From the well Moosburg 4 a, Purbeckian facies, with a thickness of 134 m, have been reported by MEYER (1994), which consist of characean limestones, laminates and oolithic limestones with authigenic dolomite and crustacean coprolites (*Favreina salevensis*) are known. During the late Jurassic the so-called „Munich Bay", as a part of the „Wasserburger Trog" (trough), evolved just prior to the deposition of the Purbeckian. This is documented by a large thickness of the Upper Jurassic, attaining up to more than 600 m in the well of Utting I (PORTH 1965: p. 348). Within the „Wasserburger Trog", initially evaporitic and later brackish Purbeckian facies were deposited (LEMCKE 1981). During the Lower Cretaceous the former land surface began to tilt towards the south indicating the beginning of the formation of the Molasse foredeep. This resulted in the erosion of the Upper Jurassic limestones, whereby stratigraphically older deposits were affected from south to north. Consequently, the thickness and completeness of the Lower Cretaceous sediments increases towards the south (BARTHEL 1965: p. 772).

The present paper provides new results concerning biostratigraphically important microfossils from boreholes of the forealpine Molasse basin. These microfossils characterise Late Jurassic-Early Cretaceous neritic limestones and are typical „Tethyan" forms that are partly known from the region of the Northern Calcareous Alps, but poorly to unknown from the Mesoeuropean shelf deposits of S-Germany. To our knowledge, there are no publications that deal with biostratigraphic data of this period from boreholes of S-Germany.

The work presented here is dedicated to our former teacher Prof. emer. Dr. D. HERM (Munich).

2. Material

The original material of BARTHEL (1969) about the Neuburg Formation of the southern Franconian Alb has been kindly made available to the authors of the present paper by Dr. SCHAIRER from the „Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie" of Munich. Some first new results of this investigation have already been published (SCHLAGINTWEIT & EBLI 1997). The material contains about 40 thin-sections from the wells of Kaufbeuren 1, Eigelwald, Gablingen 1a, Endorf 2 and Utting 1. From a micropaleontological point of view, the thin-sections from Utting 1 and Endorf 2 are the most interesting because they contain stratigraphically important benthic foraminifera and dasycladales of the Late Jurassic-Early Cretaceous neritic regime.

The drilling well of Utting 1, at the western side of the Ammersee, reached a depth of 3402 m and contains over 600 m of the Upper Jurassic (PORTH 1965: p. 348). The limestone samples of Utting 1 are represented by 17 thin-sections (2,5 x 7,5 cm and 6 x 4 cm) and were derived from depths of 2689,0 to 2707,3 m. They all display a wackestone texture and can be referred to a quiet water environment („lagoon") of an inner platform realm. The distribution of benthic foraminifera and dasycladales are shown in table 2. Taking into account the known stratigraphic ranges of the microfossils encountered, the samples can be placed in the Upper Tithonian.

The well of Endorf 2, northwest of the Chiemsee, was drilled into the Infravalanginian (Berriasian) and Purbeckian (HARK 1963: p. 894; PORTH 1965: p. 349). The material investigated is represented by 4 thin-sections:

- BAB 20 (6 x 4 cm): depth 4847,0 - 4848,8 m, „0,3 m über Krone"
- BAB 21 (6 x 4 cm): depth 4847,0 - 4848,8 m, „Krone"
- BAB 22 (6 x 4 cm): depth 4823,5 - 4841,1 m, „Kiste 9 unten"
- BAB 23 (7,5 x 2,5 cm): depth 4823,5 - 4841,1 m, „Kiste 9 unten"

The microfacies of the samples BAB 20 and 21 are grainstones with extraclasts (e.g. Charalimestones) and abundant benthic foraminifera, namely miliolids and trocholinids. The samples BAB 22 and 23 are packstones with scattered ooids. The benthic foraminifera are accompanied by remains of crinoids (Pl. 1, fig. 1). The occurrence of *Pseudotextulariella courtionensis* BRONNIMANN in all 4 samples together with the other microfauna shows that they are of Upper Berriasian age (Tab. 1). The samples BAB 22 and 23 are from a more shallow position within the borehole and therefore a little bit younger in age. This difference, however, can not be further differentiated by means of microfossils. The occurring clasts of charalimestones can be deduced to have been derived from the underlying Purbeckian that had been reworked during the transgression. According to HARK (1964), the drilling of Endorf 2 documents a northward marine transgression that took place during the Berriasian and Valanginian.

3. Paleontological part

3.1 Benthic foraminifera

Genus *Anchispirocyclina* JORDAN & APPLIN, 1952

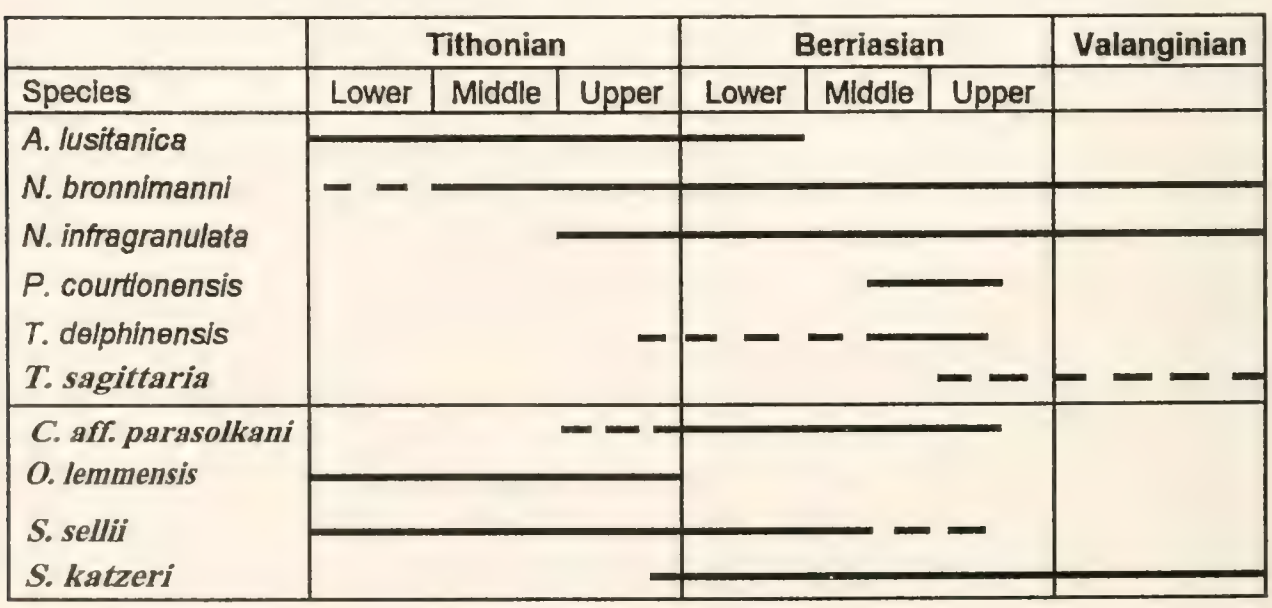
Anchispirocyclina lusitanica (EGGER)

(Pl. 1, fig. 6)

1969 *Anchispirocyclina lusitanica* (EGGER) - BARTHEL: 17, pl. 5, fig. 1-6, Upper Tithonian of Franconian Alb/S-Germany (with synonymy).

Remarks: *A. lusitanica* has been reported within dark and grey micrites from the borehole of Kaufbeuren (depth 3276,1 - 3286,0 m) by BARTHEL (1969: p. 153). The occurrence in the well of Utting together with the accompanying biota is shown in table 2. According to BARTHEL (1969) *A. lusitanica* is typical for very shallow, near-coastal habitats of changing salinities.

Tab. 1: Stratigraphic distribution of benthic foraminifera and dasycladales after ARNAUD-VANNEAU et al. (1987, 1988, 1991), BUCUR, CONRAD & RADOICIC (1995) and own observations.



Tab. 2: Distribution of benthic foraminifera and calcareous algae within the samples of the well Utting (Upper Tithonian).

Algae							Foraminifera									
Clypeina aff. *parasolkani*	*Clypeina* sp. A PECORINI	*Lithocodium / Bacinella*	*Otternstella lemmensis*	*Rajkaella bartheli*	*Salpingoporella annulata*	*Thaumatoporella parvovesic.*	*Anchispirocyclina lusitanica*	*Everticyclammina virguliana*	*Mohlerina basiliensis*	*Nautiloculina oolithica*	*Neotrocholina infragranulata*	*Pseudocyclammina lituus*	*Trocholina alpina*	*Trocholina elongata*	*Valvulina lugeoni*	Sample	m under head
o	:	:	o	:	o	:	:	:	:	:	o	:	o	:	:	BAB 19	1,95 (Kern 3)
o	:	o	o	:	o	:	:	:	o	o	:	o	o	:	o	BAB 18	0,35 (Kern 3)
:	o	o	:	:	:	:	:	:	o	o	:	:	:	:	o	BAB 17	0,2 (Kern 3)
o	o	:	:	:	o	o	:	:	:	o	o	:	o	:	:	BAB 16	0,25 (Kern 3)
:	:	:	:	:	:	o	:	:	o	o	o	:	o	:	:	BAB 15	4,3
:	:	:	:	:	:	:	:	:	o	o	:	:	o	:	:	BAB 11 a	1,3 (?)
o	:	o	:	:	o	o	o	:	o	o	o	:	:	o	:	BAB 10	2,55
o	:	o	:	:	o	:	o	:	o	o	:	:	:	:	o	BAB 9	2,4
:	:	:	:	o	o	:	:	:	:	:	o	:	o	:	o	BAB 8	2,35
o	:	:	o	:	o	:	o	:	o	o	o	:	o	:	:	BAB 7	2,3
o	:	:	:	:	:	o	:	:	:	o	:	o	o	:	:	BAB 6	2,15
o	:	:	:	:	o	o	:	:	:	o	o	:	o	:	:	BAB 5	1,9
o	:	:	:	:	o	:	:	:	:	o	o	:	o	:	:	BAB 4	1,65
o	:	o	:	:	o	:	:	o	:	o	o	:	o	:	:	BAB 3	1,6
o	o	:	:	:	o	:	o	:	o	o	:	:	:	:	o	BAB 2 a	1,45
o	:	:	:	:	:	:	o	:	o	:	:	:	o	:	:	BAB 2	1,45

Genus *Nautiloculina* MOHLER, 1938

Nautiloculina bronnimanni ARNAUD-VANNEAU & PEYBERNES, 1978

(Pl. 2, fig. 5-6)

* 1978 *Nautiloculina bronnimanni* n. sp. - ARNAUD-VANNEAU & PEYBERNES: 70, fig. 2, pl. 1, fig. 6-8, pl. 2, fig. 4-11.

1986 *Nautiloculina bronnimanni* ARNAUD-VANNEAU & PEYBERNES: WYSSLING: Pl.5, fig. 4, Berriasian of Vorarlberg/Helvetic Zone.

1991 *Nautiloculina oolithica* MOHLER – HAGN, SCHLAGINTWEIT & STEIGER: Pl. 4, fig. 1-2.

R e m a r k s : The size of the tests with quadrangular chambers that in the last whorl display a characteristic shape (ARNAUD-VANNEAU & PEYBERNES 1978: forme en „champignon") account for *N. bronnimanni*. According to ARNAUD-VANNEAU & PEYBERNES (1978) the Lower Cretaceous nautiloculinas are indicative for a shallow infralittoral platform environment displaying good oxygenation and normal salinity.

Genus *Pseudotextulariella* BARNARD, 1953, emend. CHAROLLAIS, BRÖNNIMANN & ZANINETTI, 1966

Pseudotextulariella courtionensis BRÖNNIMANN, 1966

(Pl. 1, fig. 1-5, pl. 2, fig. 1)

* 1966 *Pseudotextulariella courtionensis* n. sp. - BRÖNNIMANN: 267, text-fig. 8, pl. 1, fig. 1-5, pl. 2, fig. 1-2, pl. 3, fig. 3, „Valanginian" of Switzerland.

1984 *Pseudotextulariella courtionensis* BRÖNNIMANN - SALVANI-BONNARD, ZANINETTI & CHAROLLAIS: Pl. 2, fig. 1, Upper Berriasian of Haute-Savoie, France.

R e m a r k s : *P. courtionensis* has been established from the drilling of Courtion 1, Canton of Fribourg, Switzerland, encountered in thin sections of core no. 4, 1402,70-1407,70 m (BRONNIMANN 1966: p. 265). The samples have been attributed to the Valanginian by FISCHER & LUTERBACHER (1963) on the basis of their lithology. The latter are described as oolithic limestones with benthic foraminifera amongst miliolids and trocholinids, from which, an equivalent microfacies to the samples with *P. courtionensis* from the drilling of Endorf can be concluded.

Tab. 3: Dimensions of *Pseudotextulariella courtionensis* BRÖNNIMANN (in mm) from the well Endorf 2, 4823,5-4841,1 m. D = test diameter, H = height of the test.

D	H	D/H
0,37	0,31	1,2
0,44	0,5	0,88
0,55	0,46	1,2
0,66	0,88	0,75
0,44	0,42	1,0
0,47	0,5	0,94

Genus *Trocholina* PAALZOW, 1922

Trocholina sagittaria ARNAUD-VANNEAU, BOISSEAU & DARSAC; 1988

(Pl. 2, fig. 7-8)

* 1988 *Trocholina sagittaria* n. sp. - ARNAUD-VANNEAU, BOISSEAU & DARSAC: 361, pl. 1, fig. 5, pl. 6, fig. 1-10, Upper Berriasian? - Barremian of Switzerland and Italy.

R e m a r k s : Small and high conical test with a relatively large number of whorls (n = 11, ? 12). Chamber lumen typically rectangular in axial sections.

Tab. 4: Dimensions of *Trocholina sagittaria* ARNAUD-VANNEAU et al. (in mm) from the well Endorf 2. D = test diameter, H = height of the test, n = number of whorls.

D	0,22	0,29	0,26
H	0,42	0,62	0,74
D/H	0,52	0,47	0,35
n	9 (10?)	?	?

Trocholina delphinensis ARNAUD-VANNEAU, BOISSEAU & DARSAC, 1988
(Pl. 2, fig. 1-2, 9)

*1988 *Trocholina delphinensis* n. sp. - ARNAUD-VANNEAU, BOISSEAU & DARSAC: 358, fig. 2, pl. 1, fig. 1, pl. 3, fig. 1-8, Berriasian of France.

R e m a r k s : *T. delphinensis* belongs to the group with tests „formes coniques elevees" displaying a tendency within the last 2 to 3 whorls to become cylindro-conical. The inner chamber-ending is most often slightly bended upward toward the apex. From a stratigraphic point of view *T. delphinensis* is a species „essentiellement berriasienne" that becomes more frequent with the beginning of the Upper Berriasian and disappears progressively during the Valanginian (ARNAUD-VANNEAU et al. 1978: p. 358).

Tab. 5: Dimensions of *Trocholina delphinensis* ARNAUD-VANNEAU et al. (in mm) from the well Endorf 2. D = test diameter, H = height of the test, n = number of whorls.

D	0,6	0,62	0,43	0,62	0,74
H	0,88	1,1	0,72	0,94	1,22
D/H	0,68	0,56	0,59	0,66	0,6
n	?	11	?	9	8

Trocholina molesta GORBATCHIK, 1959
(Pl. 2, fig. 3)

1988 *Trocholina molesta* GORBATCHIK - ARNAUD-VANNEAU, BOISSEAU & DARSAC: 359, pl. 6, fig. 11-21.

R e m a r k s : Small *Trocholina* with low conical test. According to ARNAUD-VANNEAU et al. (1988) *T. molesta* has a stratigraphic extension from the top of the Purbeckian to the Barremian. In our material *T. molesta* is the less frequent *Trocholina* encountered.

D i m e n s i o n s : D = 0,36 mm, H = 0,26 mm, D/H = 0,73, number of whorls = 6.

3.2 D a s y c l a d a l e s

Genus Clypeina MICHELIN, 1845, emend. REZAK, 1957
Clypeina sp. A, PECORINI, 1972
(Pl. 3, fig. 1, 7, 9)

1972 *Clypeina* sp. A - PECORINI: 378, fig. 3 a-h, Purbeckian of Sardinia/Italy.

R e m a r k s : Some rare transverse sections of *Clypeina* sp. A, PECORINI have been discovered within the Upper Tithonian of the Utting drilling (samples BAB 2 and 2a). The species, identified as a new species in the original description, has been described from the Purbeckian facies of Sardinia/Italy. PECORINI (1972) assumed a Valanginian age for his samples („molto probabilmente valanginiana"). According to own observations, *Clypeina* sp. A is a common dasycladale of the Alpine Lerchkogel Limestone (Lofer Member) and Plassen Limestone (Tithonian-Berriasian).

D i m e n s i o n s : D = 0,56-0,72 mm (0,3-0,6 mm), d = 0,15-0,21 mm (0,1-0,25 mm), ratio d/D = 0,25 - 0,36, p = 0,14-0,15 mm, w = 11-12. The dimensionsal data obtained from PECORINI (1972) are given between brackets.

Clypeina aff. *parasolkani* Farinacci & Radoicic, 1991
(Pl. 3, fig. 6, 11-12)

1996 *Clypeina* aff. *parasolkani* Farinacci & Radoicic - Ercegovac et al.: pl. 2, fig 1-9, Upper Jurassic of Montenegro.

Remarks: A small representative of *Clypeina* with short, rounded branches (8-12) displays a thin calcareous envelope. One specimen of small dimensions and 6 laterals might belong to the apical part of the thallus (Pl. 3, fig. 11). The species is a frequent element from the Upper Tithonian limestones of the drilling of Utting but also occurs in the samples from Endorf. *Clypeina parasolkani* Farinacci & Radoicic, 1991 from the Berriasian of Turkey is the species being nearest to our specimens.

Dimensions: D = 0,22-0,42 mm, d = 0,07-0,152 mm, ratio d/D = 0,25-0,4, p = 0,07-0,09 mm, w = 6, 8-12?.

Genus *Otternstella* Granier, 1994

Otternstella lemmensis (Bernier 1971) Granier, 1994
(Pl. 3, fig. 4, 8)

*1971 *Heteroporella lemmensis* n. sp. – Bernier: 177, pl. A.
1986 *Heteroporella lemmensis* (Bernier) - Wyssling: Pl. 2, fig. 4, Helvetic Zone of Vorarlberg.
1994 *Otternstella lemmensis* (Bernier) nov. gen., nov. comb. – Granier in Granier et al.: 134, pl. 2, fig. 4-5.

Remarks: The species originally described as belonging to the genus *Heteroporella* has been revised and transferred to the new genus *Otternstella* by Granier (in Granier et al. 1994). *O. lemmensis* has been discovered in three thin-sections of Utting (BAB 7, 18, 19; see also table 2).

Dimensions: D = 0,4-0,46 mm (0,33-0,68 mm), d = 0,04 mm (0,05-0,1 mm), d/D = 0,1, w = 7, h about 0,09 mm, p = 0,12 mm (0,075-0,12 mm). The dimensions given by Bernier (1971) are shown in brackets.

Genus *Salpingoporella* Pia, 1918

Salpingoporella katzeri Conrad & Radoicic, 1978
(Pl. 3, fig. 3)

* 1978 *Salpingoporella katzeri* n.sp. - Conrad & Radoicic: 69, text-fig. 1, pl. 1-2, Berriasian-Valanginian of Hercegovina.

Remarks: One single longitudinal section has been discovered in sample BAB 20 showing primaries that widen rapidly towards their distal endings („trumpet-shaped"). *Salpingoporella katzeri* Conrad & Radoicic has been established originally from the Berriasian and Valanginian of Jugoslavia, Switzerland and Spain.

Dimensions: D = 0,36 mm (0,26-0,8 mm), d = 0,12 mm (0,1-0,4 mm), d/D = 0,33, h = 0,12-0,136 mm (0,08-0,16 mm); data from Conrad & Radoicic (1978) within brackets.

Salpingoporella sellii (Crescenti, 1959) Bassoullet et al. 1978
(Pl. 3, fig. 2)

* 1959 *Macroporella sellii* n. sp. - Crescenti: 195, pl. 1, fig. 1-9, Upper Jurassic of Italy.

Remarks: *S. sellii* is commonly reported from Upper Jurassic strata. In the Dinarides for example, the *Salpingoporella sellii* Zone corresponds to the Oxfordian–lowermost Kimmeridgian (Tisljar & Velic 1993). In the Lerchkogel Limestone of the Northern Calcareous Alps *S. sellii*

has been found in the (Lower?) Berriasian (DARGA & SCHLAGINTWEIT 1991). In the samples from the drilling of Endorf *S. sellii* is associated with *P. courtionensis*, *N. bronnimanni*, *T. sagittaria* and *T. delphinensis* documenting that the stratigraphic range must be extended into the Upper Berriasian (see Table 1).

D i m e n s i o n s : D = 0,24 mm (0,24-0,44), d = 0,11 mm (0,06-0,16), d/D = 0,47, p about 0,017 mm (0,016-0,02). Data from CRESCENTI (1959) is shown between brackets.

4. Conclusions

The obtained results demonstrate that Late Jurassic - Early Cretaceous neritic limestones from the subsurface of S-Germany can be dated by means of larger benthic foraminifera and dasycladales (see table 1). All literature data on the published range charts are in good accordance to our findings. The stratigraphic range of *Salpingoporella sellii* (CRESCENTI) must be expanded to include the Upper Berriasian.

For correlation purposes it is necessary to refer to the surface „Neocomian" in the stratotype area near Neuchâtel, Switzerland and the subalpine chains of France. There, the Purbeckian is time-equivalent to South-Germany and also the facies with evaporites, breccias and black pebbles („cailloux noirs") is directly comparable. The end of the Purbeckian facies is marked by the discontinuity DiO, which occurs in the Middle Berriasian and corresponds to the formation of open marine conditions („Berriasian-Hauterivian platform") which resulted from rising sea-level (ARNAUD-VANNEAU et al. 1987). A late Berriasian sea-level rise is also documented within the Hohenems Nappe of the Helvetic Zone of Vorarlberg (WYSSLING 1986). This paleogeographic change led to the marine transgression over Purbeckian which has been reported also from the drilling of Endorf (BARTHEL 1969: Fig. 39, and this work) and from the drilling of Kastl 2 and 2a of the Eastern Molasse Basin (BARTHEL 1965: p. 773). From a microfacies point of view, the resulting mixture of external and internal faunal elements corresponds to „Faciès de Transgression" (ARNAUD-VANNEAU 1980; ARNAUD-VANNEAU et al. 1987). The Lower Cretaceous transgressive series corresponds to a "deepening event" that led to a microfaunistic renewal, that is to say the disappearance and appearance of different species of benthic foraminifera (ARNAUD-VANNEAU et al. 1987). It is important to mention, that in Switzerland, the post-Purbeckian Middle/Upper Berriasian strata have individual terms, e.g. „Unité Inférieure Oolitique", „Marbre Batard" or „Formation de Pierre Chatel" (ARNAUD-VANNEAU et al. 1987), wheras the Lower Cretacous beneath the Molasse foredeep in Bavaria is not grouped into units, memers or formations. Here, the Berriasian-Valanginian (and younger strata) is simply reported lithologically as „limestone, marl, sandstone" (e.g. LANGE 1981). The Hohenems Nappe of the Helvetic Zone of Vorarlberg (WYSSLING 1986) can be regarded as a connecting link between the Late Jurassic-Early Cretaceous of the French-Suisse subalpine chains and the material described in the present paper. It is also interesting to note, that from the Eocene of the Helvetic Zone near Salzburg HAGN, SCHLAGINTWEIT & STEIGER (1991) described Late Jurassic? (most probably early Cretaceous) pebbles of shallow water limestones with nautiloculinas and pfenderinids. These were assumed to have originated from the Previndelicic Islands that bordered the southern Mesoeuropean continental margin.

For the moment, it is likely that, from the perspectives of paleogeography, lithostratigraphy and facies, correlations of the Portandian, Purbeckian and „post-Purbeckian", from Molasse boreholes, with the French-Swiss Subalpine Chains are possible, as has been discussed earlier by BARTHEL (1969: p. 154). For detailed lithologic and stratigraphic correlations, however, investigations of thin-section material from different boreholes of Southern Germany are needed.

Acknowledgement

The material investigated has been kindly made available by Dr. G. SCHAIRER (Institute of Paleontology, University of Munich). R. RADOICIC (Belgrade) gave helpful remarks on *Clypeina* aff. *parasolkani*. The English has kindly been revised by Dr. R. SCHERREIKS (Geological Insitute, University of Munich).

References

ARNAUD-VANNEAU, A., ARNAUD, H., ADATTE, T., ARGOT, M., RUMLEY, G. & THIEULOY, J.-P. (1987): The Lower Cretaceous from the Jura platform to the Vocontian Basin (Swiss Jura, France). - 3rd Int. Cret. Symp. Tübingen 26.08.-09.09.87, Field-Guide Excursion D: 1-128.

ARNAUD-VANNEAU, A., BOISSEAU, T. & DARSAC, C. (1988): Le genre *Trocholina* PAALZOW 1922 et ses principales espèces au Crétacè. - Rev. Paléobiol., vol. spéc. **2**, Benthos '86: 353-377, 8 fig., 1 tabl., 6 pl.; Geneva.

ARNAUD-VANNEAU, A., CONRAD, M. A., DELOFFRE, R., LUPERTOSINNI, E., MASSE J.P., PEYBERNES, B., RADOICIC, R., SOKAC, B. & VELIC, I. (1991): Distribution of lower Cretaceous foraminifera and dasycladal algae of the Adriatic plate. - Abstracts Zadar'91, p. 22.

ARNAUD-VANNEAU, A. & PEYBERNES, B. (1978): Les représentants éocrétacés du genre *Nautiloculina* MOHLER, 1938 (Foraminifera, Fam. Lituolidae ?) dans les Chaines Subalpines Septentrionales (Vercors) et les Pyrénées Franco-Espagnoles. - Géobios, **11**/1: 67-81, 5 fig., 2 pl.; Lyon.

BARTHEL, K.W. (1965): Le Crétacé inférieur de la région est du bassin Molasse. – Colloque sur le Crétacé inférieur. Mém. Bur. Rech. Géol. Min., **34**: 769-777, 1 fig.; Paris.

BARTHEL, K.W. (1969): Die obertithonische, regressive Flachwasserphase der Neuburger Folge in Bayern. - Bayer. Akad. Wiss., Abh., math.-naturw. Kl., **142**: 1-172; Munich.

BERNIER, P. (1971): Deux nouvelles algues Dasycladacées du Jurassique Supérieur du Jura Meridional. – Géobios, **4**/3: 173-184, pl. A-B, 5 figs.; Lyon.

BRÖNNIMANN, P. (1966): *Pseudotextulariella courtionensis* n. sp., from the Valanginian of well Courtion 1, Courtion, Canton of Fribourg, Switzerland. - Arch. Sc. Genève, **19**/3: 265-278, 8 fig., 3 pl.; Geneva.

BUCUR, I.I., CONRAD, M.A. & RADOICIC, R. (1995): Foraminifers and calcareous algae from Valanginian limestones in the Jerma river canyon, Eastern Serbia. - Rev. Paléobiol., **14**/2: 349-377; Genf.

CONRAD, M.A. & RADOICIC, R. (1978): *Salpingoporella katzeri* n. sp., une Dasycladacée (algue calcaire) nouvelle du Berriasien et du Valanginien de la région méditerranéenne, . Geol. vjesnik, **30**/1: 69-72, 1 fig., 3 pl.; Zagreb.

CRESCENTI, U. (1969): Sopra una nuova *Macroporella* (Alga calcarea) nel Malm dell'Italia meridionale. - Giorn. Geol., **27**: 195- 202, 1 pl.; Bologna.

DARGA, R. & SCHLAGINTWEIT, F. (1991): Mikrofazies, Paläontologie und Stratigraphie der Lerchkogelkalke (Tithon-Berrias) des Dietrichshorns (Salzburger Land, Nördliche Kalkalpen). – Jb. Geol. B.-A., **134**/2: 205-226, 2 fig., 4 tab., 4 pl.; Wien.

ERCEGOVAC , M., JEREMIC, M. & RADOICIC, R. (1996): Stratigraphic column above bauxite at Biocki Stan, Montenegro. - Ann. Géol. Penins. Balkan, **60** (2): 99-102, 3 fig., 3 pl.; Belgrade.

FISCHER, H. & LUTERBACHER, H. (1963): Das Mesozoikum der Bohrung Courtion 1 (Kt. Fribourg) und Altishofen 1 (Kt. Luzern). - Beitr. Geol. Karte Schweiz, N.F., **115.** Lieferung.

GRANIER, B., MASSE, J.-P. & BERTHOY, P.-Y. (1994): *Heteroporella lepina* PRATURLON, 1967 revisited (followed by taxonomic notes on the so-called "*Heteroporella*" species). – Beitr. Paläont., **19**: 129-146, 1 tabl., 2 pl.; Wien.

HAGN, H., SCHLAGINTWEIT, F. & STEIGER, T. (1991): Fremdartige Gerölle aus dem südhelvetischen Unter- und Mittel-Eozän von St. Pankraz am Haunsberg nördlich Salzburg. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol., **31**: 27-45, 1 fig., 4 pl.; München.

HARK, H.-U. (1964): Die Erdöl- und Erdgasexploration in der Bundesrepublik im Jahre 1963. - Erdöl u. Kohle, Erdgas, Petrochemie, **17**/11: 885-894; Hamburg.

HERM, D. (1979): Die süddeutsche Kreide - Ein Überblick. - IUGS series A, **66**: 85-106, 2 fig.; Stuttgart.

LANGE, H. (1981): Die Kreide im Untergrund des Molassebeckens. - in: Erläuterungen zur Geol. Karte von Bayern 1 : 500.000, 71-74, 1 Abb., 1 Tab.; München (Geol. L.-A.).

Lemcke, K. (1981): Das heutige Bild des deutschen Alpenvorlandes nach drei Jahrzehnten Öl- und Gasexploration. - Eclogae geol. Helv., **74**/1: 1-18, 12 fig.; Basel.

Meyer, R.K.F. (1994): „Moosburg 4", die erste Kernbohrung durch den Malm unter der bayerischen Molasse. - Erlanger geol. Abh., **123**: 51-81, 11 fig., 3 pl.; Erlangen.

Pecorini, G. (1972): Microflora „Purbeckiana" della Nurra (Sardegna). - Boll. Soc. Geol. It., **91**: 373-385, 5 fig.; Milano.

Porth, H. (1965): Die Erdöl- und Erdgasexploration in der Bundesrepublik Deutschland im Jahre 1964. - Erdöl und Kohle, **18**/5: 341-349, 4 fig.; Hamburg.

Salvini-Bonnard, G., Zaninetti, L. & Charollais, J. (1984): Les foraminifères dans le Crétacé inférieur (Berriasien moyen-Valanginien inferieur) de la région de la Corraterie, Grand-Saleve (Haute-Savoie, France): Inventaire préliminiaire et remarques stratigraphiques. - Rev. Paléobiol., **3**/2: 175-184; Geneva.

Schlagintweit, F. & Ebli, O. (1997): *Clypeina bavarica* nov. sp., (Calcareous algae; Dasycladales) from the Tithonian of the Franconian Alb (Baviera, Germany). - Geobios, **30**/3: 327-334, 3 fig., 1 tabl.; Lyon.

Tisljar, J. & Velic, I. (1993): Upper Jurassic (Malm) shallow-water carbonates in the Western Gorski Kotar area: Facies and depositional environments (Western Croatia). – Geol. Croat., **46**/2: 263-279, 13 figs.; Zagreb.

Wyssling, G. (1986): Der frühkretazische, helvetische Schelf in Vorarlberg und im Allgäu - Stratigraphie, Sedimentologie und Paläogeographie. - Jb. Geol. B.-A., **129**/1: 161-265, 50 fig., 1 tab., 8 pl.; Wien.

Plate 1 Benthic Foraminifera

Fig. 1: Grainstone with crinoids, trocholinids and *Pseudotextulariella courtionensis* Brönnimann (X 27), slide BAB 20.

Fig. 2-5: Different sections of *Pseudotextulariella courtionensis* Brönnimann (X 59). Fig. 2, 4: Slide BAB 20; Fig. 3: Slide BAB 23; Fig. 5: Slide BAB 22.

Fig. 6: *Anchispirocyclina lusitanica* (Egger) (X45), slide BAB 10.

Fig. 7: *Mohlerina basiliensis* (Mohler) (X 74), slide BAB 2.

Fig. 8: *Pseudocyclammina* sp. (X 34), slide BAB 6.

Age and location:

Fig. 1-5: Upper Berriasian, well Endorf.
Fig. 6-8: Upper Tithonian, well Utting.

Plate 2 Benthic Foraminifera

Fig. 1: Grainstone with *Trocholina delphinensis* Arnaud-Vanneau et al. and cross-section of *Pseudotextulariella courtionensis* Brönnimann (X 27), slide BAB 27.

Fig. 2, 9: *Trocholina delphinensis* Arnaud-Vanneau et al. (X 58), slide BAB 20.

Fig. 3: *Trocholina molesta* Gorbatchik (X 73), slide BAB 23

Fig. 4: *Trocholina* sp. (X 73), slide BAB 23.

Fig. 5-6: *Nautiloculina bronnimanni* Arnaud-Vanneau & Peybernes (X 38), slide BAB 20.

Fig. 7-8: *Trocholina sagittaria* Arnaud-Vanneau et al. (X 58), slide BAB 10.

Fig. 10-11: *Neotrocholina infragranulata* (Noth). Fig. 10: X 103, slide BAB 10; Fig. 11: X 155, slide BAB 4.

Age and location:

Fig. 1-9: Upper Berriasian, well Endorf.
Fig. 10-11: Upper Tithonian, well Utting.

Plate 3 Calcareous Algae

Fig. 1, 7-9: *Clypeina* sp. A, Pecorini. Fig. 1 (X 64), slide BAB 2. Fig. 7 (X 66), slide BAB 2. Fig. 9 (X 45), slide BAB 2a.

Fig. 2: *Salpingoporella sellii* (Crescenti) (X 81), slide BAB 22.

Fig. 3: *Salpingoporella katzeri* Conrad & Radoicic (X 67), slide BAB 20.

Fig. 4, 8: *Otternstella lemmensis* (Bernier) Granier (X 57), slide BAB 7 (fig. 4) and BAB 19 (fig. 8) (both X 57).

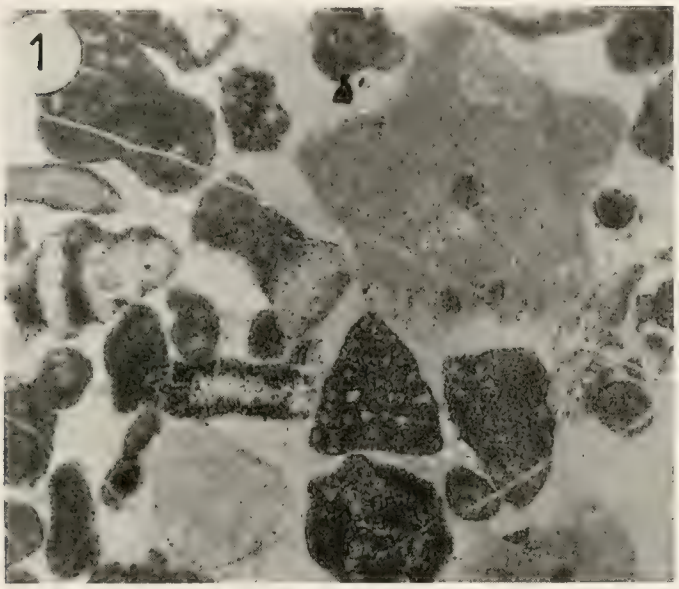
Fig. 5: *Salpingoporella annulata* (Carozzi) (X 52), slide BAB 16.

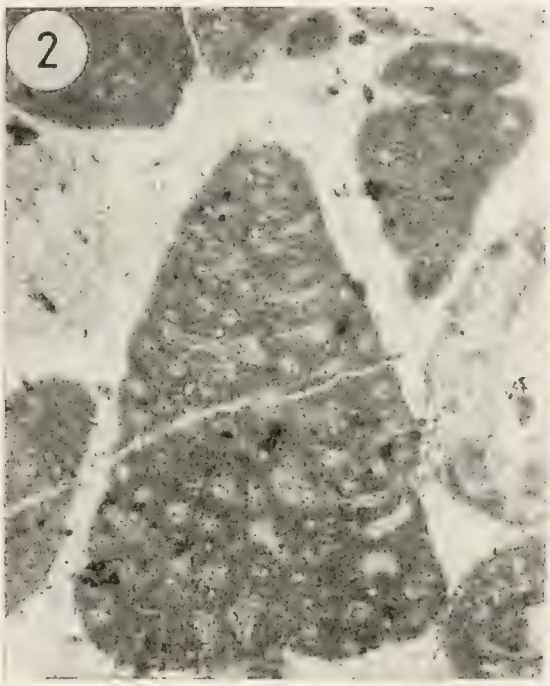
Fig. 6, 10-12: *Clypeina* aff. *parasolkani* Farinacci & Radoicic. Fig. 6: x 54, slide BAB 2; Fig. 10: X 94, slide BAB 16, Fig. 12: X 115, slide BAB 6.

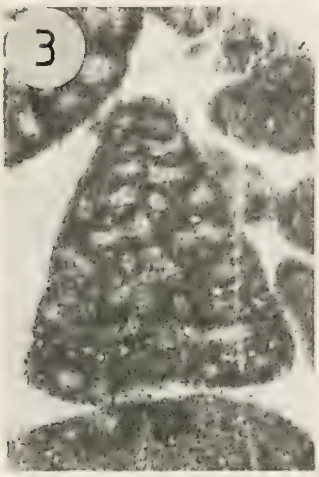
Fig. 10: Characean gyrogonite (X 59), slide BAB 21.

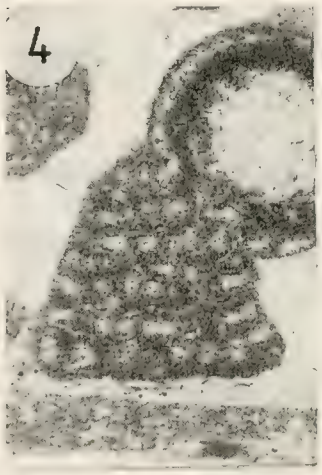
Age and location:

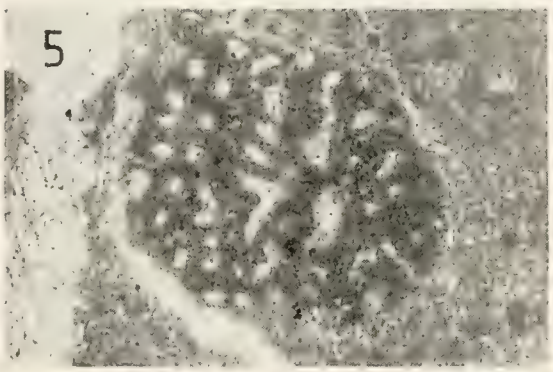
Fig. 1, 4-9, 11-12: Upper Tithonian, well Utting.
Fig. 2-3, 10: Upper Berriasian, well Endorf.

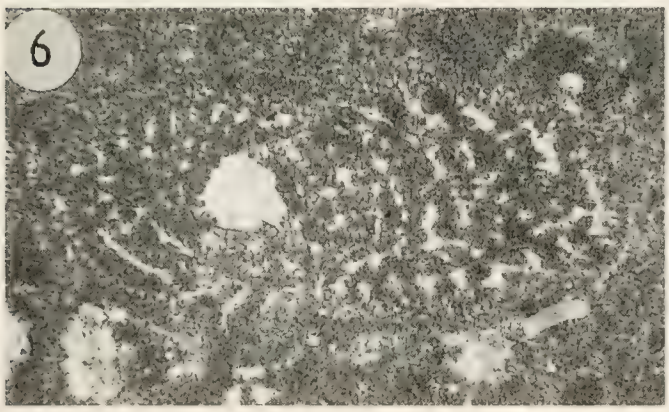

1

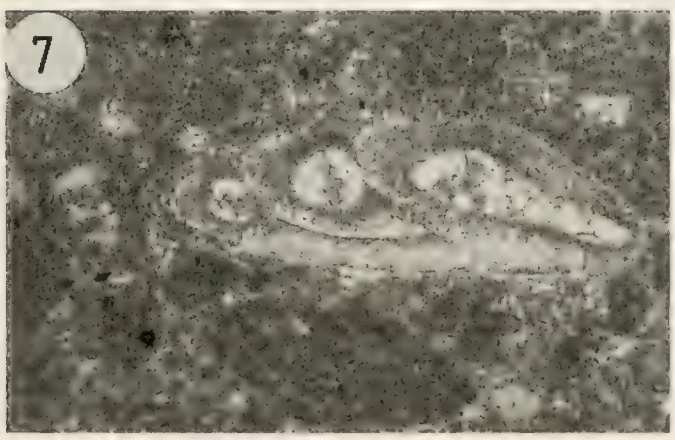

2

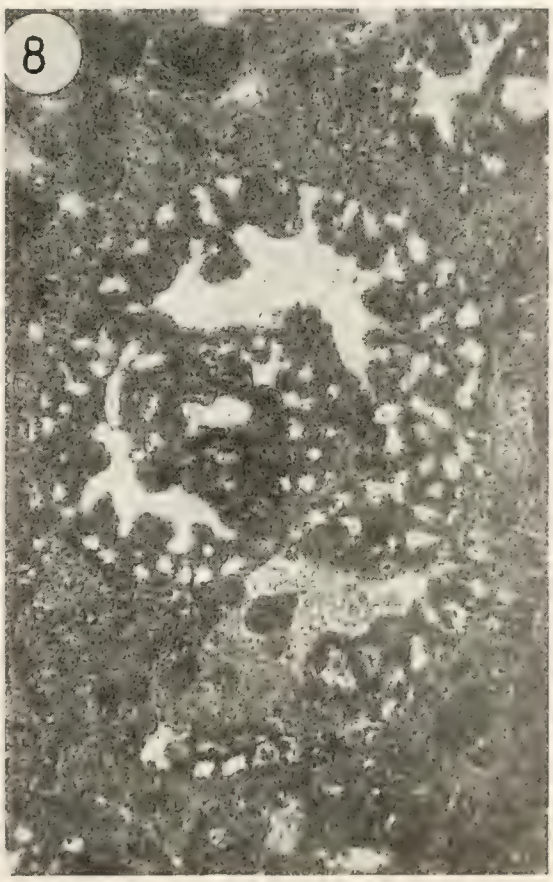

3

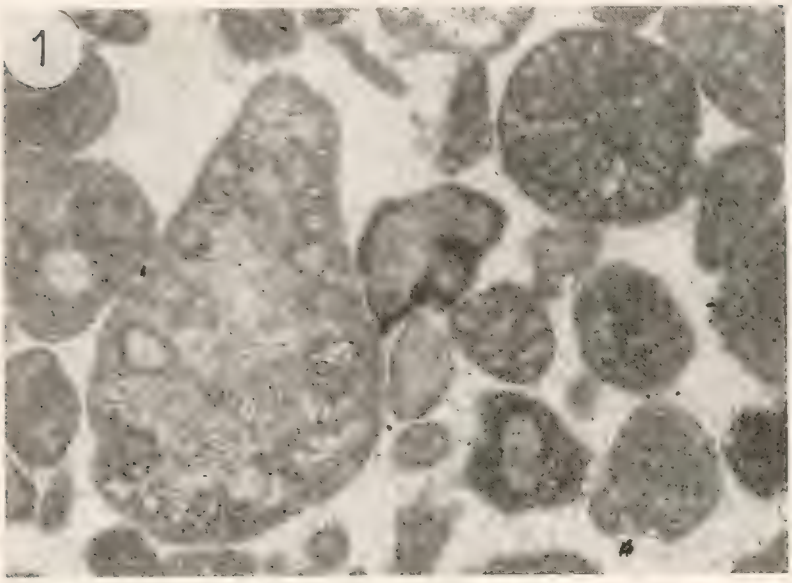

4

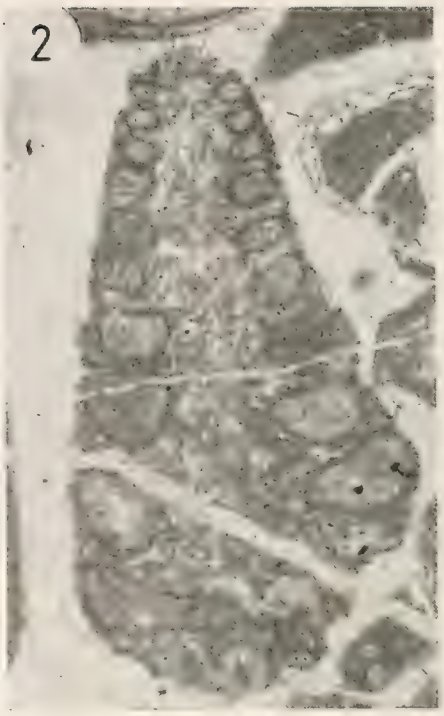

5

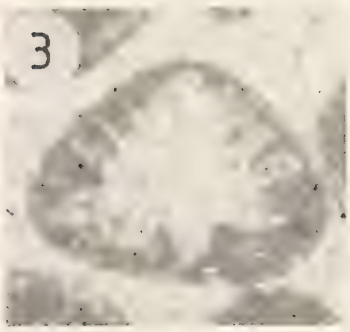

6


7

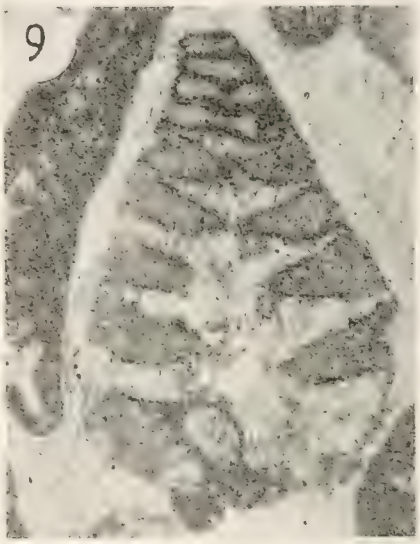

8

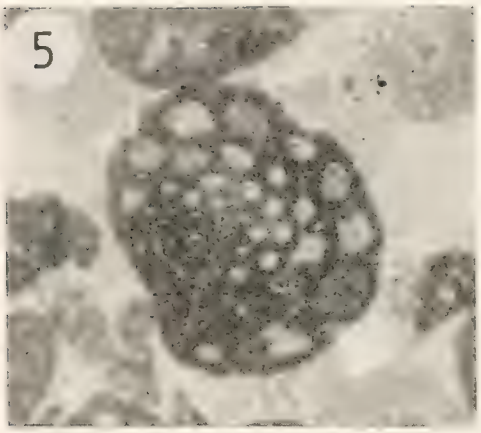

1

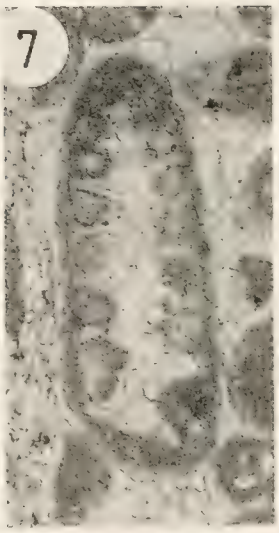

2

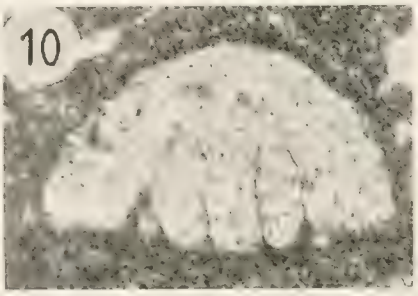

3

4

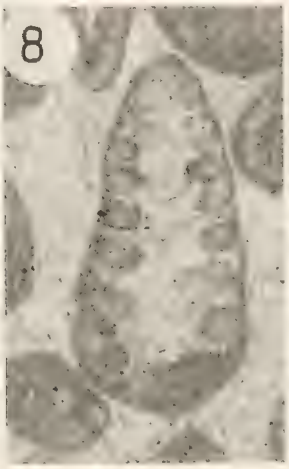

9

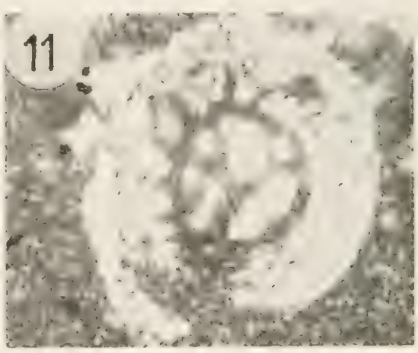

5

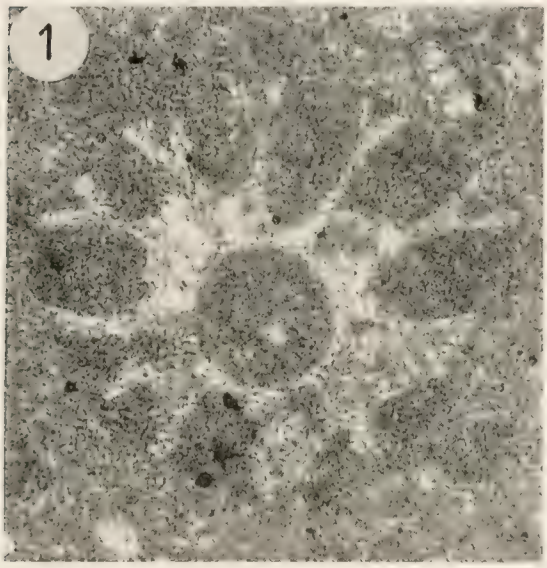

7


10

6

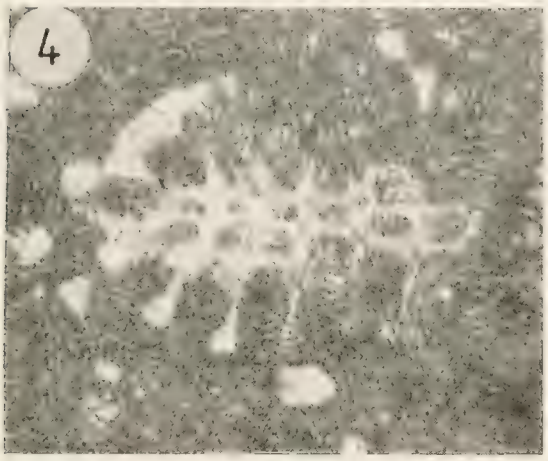

8

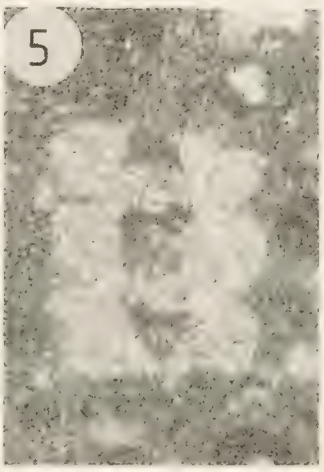

11

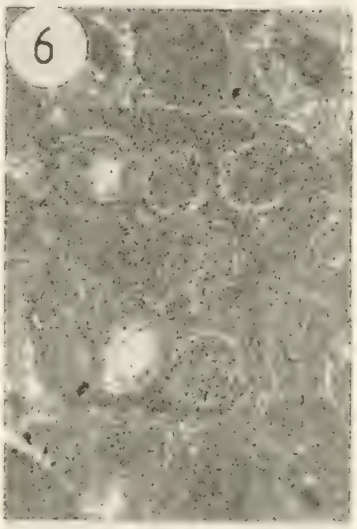

1

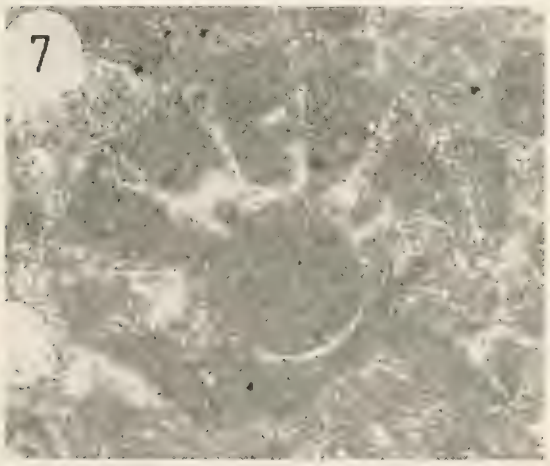
2

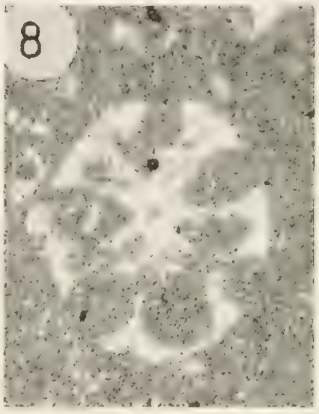
3

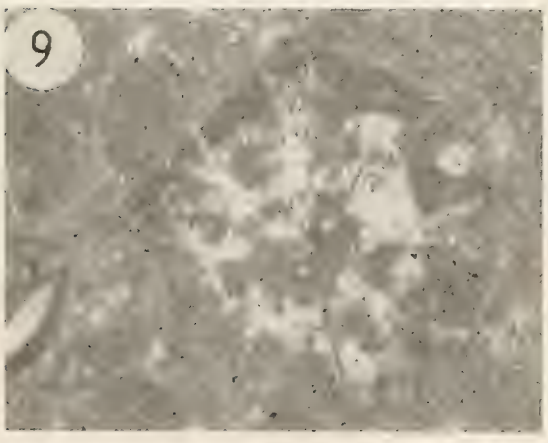

4

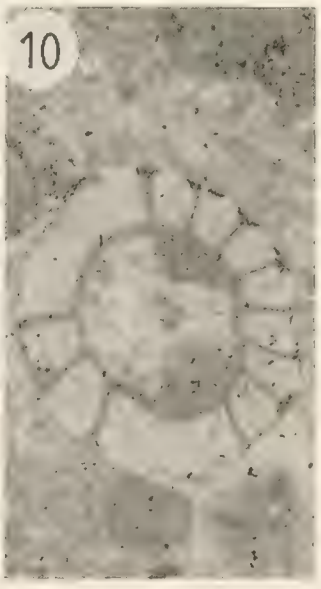

5

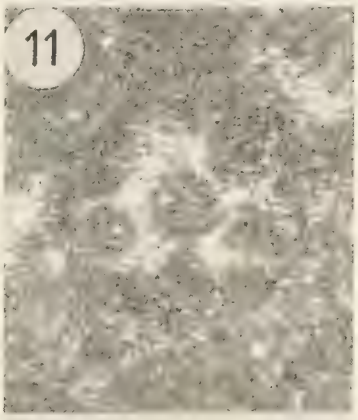

6


7


8


9


10


11

12

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	25–37	München, 15. 12. 1998

Muensteria vermicularis Sternberg (Vermes, Sabellidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands

Günter Schweigert, Gerd Dietl und Martin Röper*)

Mit 1 Abbildung und 3 Tafeln

Kurzfassung

Bei der ursprünglich von Sternberg (1833) gültig als Alge aufgestellten, aber rätselhaften Art *Muensteria vermicularis*, der Typusart der Gattung *Muensteria*, handelt es sich um die agglutinierte Röhre eines Fächerwurms (Sabellidae). Die Art wird aus Plattenkalken der Subeumela-Subzone von Brunn bei Regensburg, dem Nusplinger Plattenkalk (Ulmense-Subzone) auf der westlichen Schwäbischen Alb und aus untertithonischen Plattenkalken des Solnhofener und Kelheimer Raums nachgewiesen. Bei der Art *Epitrachys rugosus* Ehlers, die ursprünglich als weichteilerhaltener sipunculider Wurm aus oberjurassischen Plattenkalken der Südlichen Frankenalb beschrieben und später als sicher zu den Blutegeln gehörig angesprochen wurde, handelt es sich um ein jüngeres Synonym von *Muensteria vermicularis*. *Muensteria* wird als Filtrierer angesehen, der in Flachwasserarealen lebte und dort Kolonien bildete.

Abstract

The enigmatic fossil *Muensteria vermicularis,* the type species of *Muensteria*, was originally described as an algae by Sternberg in 1833. It is now recognized as a sabellid worm tube. It is recorded from lithographic limestones of the Late Kimmeridgian Subeumela Subzone of Brunn near Regensburg (E Bavaria), from the Ulmense Subzone of Nusplingen (Swabia), and from the Early Tithonian Hybonotum Zone of the Solnhofen and Kelheim area. *Epitrachys rugosus* Ehlers, originally described from Upper Jurassic lithographic limestones of southern Franconia as a softbody preserved sipunculid worm and later reinterpreted as a true leech, is a junior synonym of *Muensteria vermicularis*. *Muensteria* is regarded as a filterer who originally lived in very shallow areas forming colonies.

1. Einleitung

Die fossilen Würmer aus den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb wurden von Ehlers 1868 kurz vorgestellt und 1869 monographisch abgehandelt. Die meisten in diesen Arbeiten aufgestellten Arten wurden von Kozur (1970a,b, 1971) neu untersucht. Daneben existieren noch einige unpublizierte Altfunde und auch Neufunde, die bisher noch nicht bearbeitet wurden, aber teilweise von Frickhinger (1994) bereits abgebildet worden sind.

*) Dr. G. Dietl, Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart; Dr. M. Röper, Bürgermeister-Müller-Museum, Bahnhofstraße 8, D-97108 Solnhofen.

Anläßlich der Bearbeitung der fossilen Würmer aus dem Nusplinger Plattenkalk und einiger bei der dortigen aktuellen Grabung des Stuttgarter Naturkundemuseums (DIETL et al. 1995, 1996, 1997, SCHWEIGERT et al. 1996) zum Vorschein gekommener Exemplare, die wir zunächst der Art *Epitrachys rugosus* EHLERS zuordneten, ergaben sich neue Aspekte, die nun eine eindeutige Zuordnung dieser Art erlauben. Weitere Neufunde liegen aus den aktuellen Grabungen im Plattenkalk von Brunn bei Regensburg (Ostbayern) vor, die ein Ober-Kimmeridgium-Alter besitzen (Subeumela-Subzone). Über diese neue Plattenkalk-Fossillagerstätte wurde bereits mehrfach ausführlicher berichtet (RÖPER & ROTHGAENGER 1995, 1996, 1998, RÖPER et al. 1996). Auch in einem Plattenkalk vermutlich etwas jüngerer Altersstellung vom Öchselberg bei Zandt kam ein Rest dieser Art zum Vorschein, während der Holotypus von *Epitrachys rugosus* aus dem Unter-Tithonium von Kelheim stammen soll. Zwar liegen inzwischen auch von dort Nachweise dieser Art vor, doch stammt der Holotypus nach der Gesteinsausbildung eindeutig aus dem Solnhofener Plattenkalk des Eichstätter Raums. Anschließend stellte sich heraus, daß die von EHLERS als Wurm gedeutete Art bereits von STERNBERG (1833) als mutmaßliche Alge *Muensteria vermicularis* beschrieben worden war, was aber bislang übersehen wurde.

Abkürzungen im Text: BSPM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München; SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

2. Bisherige Deutungen von *Muensteria vermicularis* und *Epitrachys rugosus*

Bei der Aufstellung der Gattung *Muensteria* bezog STERNBERG (1833) sechs verschiedene Arten darin ein, die als heterogene Gruppe anzusehen sind und deshalb zu weitreichender Verwirrung Anlaß gaben. Die Gattung wurde von STERNBERG ursprünglich für fossile Algen errichtet, später aber oftmals auch als Ichnotaxon verwendet, zumal es sich bei einigen darin vereinten Arten wirklich um Spurenfossilien handelt. Die verschiedenen Arten von *Muensteria* wurden von D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987: 747) ausführlich diskutiert. Zur Typusart der Gattung *Muensteria* wurde von ANDREWS (1955: 191) subsequent die Art *Muensteria vermicularis* bestimmt und als fossile Alge akzeptiert. D'ALESSANDRO & BROMLEY (1987) kamen deswegen zum Schluß, daß die Gattung *Muensteria* als Ichnotaxon gänzlich ungeeignet sei, aber wohl auch für Pflanzen ein nomen dubium darstellen dürfte. Umgekehrt hielten KVAČEK & STRAKOVÁ (1997: 157) bei ihrer Revision der STERNBERG-Originale die Typusart *M. vermicularis* wiederum für ein Spurenfossil, wobei ihnen allerdings kein konkretes Stück der Art vorlag, da der Holotypus nicht aufgefunden werden konnte. Sie stellen jedoch anhand vorhandener STERNBERG-Originale fest, daß die in Farbe ausgeführten Abbildungen die zugrundeliegenden Stücke außerordentlich zutreffend wiedergeben, lediglich die Gesteinsumrisse wurden mitunter aus Platzgründen etwas reduziert. Für Kenner von Fossilien aus dem Solnhofener Plattenkalk wird bei der Ansprache der sehr gelungenen STERNBERGschen Abbildung von *M. vermicularis* (STERNBERG 1833: Taf. 1, Fig. 3) auf den ersten Blick klar, daß hier genau dasselbe vorliegt, was später von EHLERS (1869) unter dem Namen *Epitrachys rugosus* beschrieben wurde.

EHLERS (1869) deutete *Epitrachys rugosus* mit seiner segmentierten, gekörnelten Oberfläche als weichteilerhaltenen Wurm aus der Gruppe der Sipunculoida. HOWELL (1962) und sogar noch PINNA (1990) hielten an dieser ursprünglichen Deutung fest. KOZUR (1970b) beschrieb ein weiteres Fundstück, an dem er an einem Ende eine Struktur bemerkte, die er für einen Saugnapf hielt. Aus diesem Grund und der „Segmentierung" bestand für ihn kein Zweifel mehr, daß hier ein sicherer Nachweis für fossile Blutegel vorliege. Auf eine zweite Art von *Epitrachys*, *E. granulatus*, ging KOZUR (1970b) nicht ein. Wie bereits von EHLERS (1870) selbst aufgrund der eigentümlich bepustelten Oberfläche diskutiert wurde, handelt es sich beim Holotypus und

einzigen Stück dieser Art wohl um einen nicht mehr näher ansprechbaren Crustaceen-Rest. Das Stück ist an der Bayerischen Staatssammlung in München nicht mehr auffindbar und dürfte während des 2. Weltkriegs verloren gegangen sein.

Giebel (1857) beschrieb *M. vermicularis* als Holothurie unter dem Namen *Protholothuria annulata* und interpretierte eine zufällig davorliegende *Lumbricaria*-Kotschnur als deren ausgestoßenen Darmtrakt. Frizzell & Exline (1966) vermuteten, daß es sich hierbei eher um einen siphunculiden Wurm handle und legten als Typusart der Gattung *Protholothuria* die Art *P. armata* Giebel fest. Diese Art beruht auf einem Fragment der als „*Phyllothallus latifrons* Rothpletz" bekannten Plattenkalkfossilien.

Muensteria vermicularis hingegen wurde weiterhin in Analogie zu den unter dem Namen „*Phyllothallus latifrons* Rothpletz" bekannten Fossilien fälschlicherweise als Braunalge gedeutet (Schweigert 1995), womit der Kreis der Irrtümer über die Sternbergsche Art *Muensteria vermicularis* vollends geschlossen wäre.

3. Systematik

Familie Sabellidae Malmgren, 1868

Muensteria Sternberg, 1833

(Syn.: *Epitrachys* Ehlers, 1869)

Typusart: *M. vermicularis* Sternberg.

Muensteria vermicularis Sternberg

Abb. 1, Taf. 1–3

* 1833 *Münsteria vermicularis*.– Sternberg, S. 32, Taf. 1, Fig. 3.
1833 *Münsteria clavata* – Sternberg, S. 31. – [= Kolonie von *Münsteria vermicularis*]
1857 *Protholothuria annulata*. – Giebel, S. 387 f., Taf. 6, Fig. 1.
v 1869 *Epitrachys rugosus*.– Ehlers, S. 167, Taf. 36, Fig. 5.
1955 *Muensteria vermicularis* Sternberg.– Andrews, S. 191.
v 1970 *Epitrachys rugosus*, Ehlers 1869.– Kozur, S. 226 ff, Fig. 2–4.
1987 *Muensteria vermicularis* .– d'Alessandro & Bromley, S. 747.
1990 *Epitrachys rugosus*.– Pinna, S. 88, Abb. rechts unten.
v 1994 *Epitrachys rugosus* (Ehlers 1869).– Frickhinger, S. 94, Abb. 144.
v 1994 unbestimmter Egel.– Frickhinger, S. 94, Abb. 145.
1997*Muensteria vermicularis* Sternberg.– Kvaček & Straková, S. 157.
v 1998 *Epitrachys*.– Röper & Rothgaenger, S. 87, Abb. 130.

H o l o t y p u s : Verschollen (vgl. Kvaček & Straková 1997: 157). Der Holotypus von *Epitrachys rugosus*, Orig. zu Ehlers 1869, Taf. 36, Fig. 5; BSPM Inv.-Nr. AS I 744; wird hier neu abgebildet auf Taf. 1, Fig. 1.

M a t e r i a l : 10 Exemplare aus dem Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt, Langenaltheim und Mühlheim/Apfeltal (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone), davon 3 auf einem Handstück; 4 Exemplare auf einer Platte aus dem Plattenkalk vom Öchselberg (? Unter-Tithonium, Priv.-Slg. J. Wagner, Schierling); 3 Exemplare aus dem Plattenkalk von Brunn bei Regensburg (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone); mehrere Exemplare aus den Plattenkalken vom Goldberg bei Kelheim und von Ried bei Hienheim (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Moernsheimensis-Subzone), 6 Exemplare aus dem Plattenkalk von Nusplingen (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone).

4. Beschreibung und Deutung von *Muensteria* aufgrund der Neufunde

Bei *Muensteria vermicularis* STERNBERG alias *Epitrachys rugosus* (EHLERS) handelt es sich um ein längliches, sich allmählich gegen ein Ende zu verbreiterndes Gebilde mit rauher, körneliger Oberfläche. Meistens ist es nicht streng geradegestreckt, sondern leicht gekrümmt. Besonders kennzeichnend ist eine quer zur Längsachse verlaufende feine Streifung oder Runzelung. Diese Streifung verschwindet allmählich auf dem breiteren Ende, so daß diese im Gestein, falls überhaupt, nur noch schemenhaft zu erkennen ist. Diese Merkmale werden bereits bei der Abbildung des Holotypus durch STERNBERG (1833) treffend wiedergegeben. Die Länge und Breite der vorliegenden Exemplare schwankt zwar erheblich, doch liegen offensichtlich nur unterschiedliche Wachstumsstadien vor; außerdem sind einige Stücke unvollständig.

Folgende Werte wurden gemessen (in mm):

Inv.-Nr.	Herkunft	Länge	Breite	Bemerkungen
AS I 744	Eichstätt	77,0	7,8	vollständig
1959 I 483	Eichstätt	82,0	10,7	Vorderende fehlt
62858	Eichstätt	66,5	9,0	vollständig
62827	Langenaltheim	56,0	6,2	vollständig
dito		42,5	5,0	vollständig
dito		37,0	5,0	vollständig
62827	Langenaltheim	58,0	8,8	Vorderende fehlt
ohne Nr.	Öchselberg	62,0	6,5	? vollständig
62832	Nusplingen	42,2	7,0	Vorderende fehlt
62829	Nusplingen	66,5	7,0	Vorderende fehlt
1993 XVIII 1	Brunn	66,0	12,0	vollständig
1993 XVIII 2	Brunn	81,0	9,7	vollständig

Die meisten übrigen Belege sind zu fragmentarisch erhalten, um einigermaßen vergleichbare Meßwerte zu liefern.

Bei einem der Stücke aus Solnhofen (Taf. 1, Fig. 2; Detail Taf. 2, Fig. 2) und auch bei einem der Nusplinger Exemplare (Taf. 1, Fig. 4) sind interessanterweise mehrere kleine Austern angeheftet. Ähnliche Muscheln sitzen oft auch an „*Phyllothallus latifrons* ROTHPLETZ" oder an verschiedenen anderen in die Plattenkalk-Fazies eingeschwemmten Objekten (Ammoniten, Belemniten-Phragmokone). Von den seither meistens als Braunalgen-Thalli gedeuteten *Phyllothallus*-Resten unterscheidet sich *Epitrachys* deutlich durch die markante Querstreifung, die Umrißform und das Fehlen von jeglichen Verzweigungen oder Einschnürungen. Eine Anheftung von Muscheln an einen flexiblen Wurmkörper ist jedoch nicht vorstellbar und führte zunächst zu einer plausibleren Umdeutung von „*Epitrachys*" als Braunalge, zumal sich die körneligen Oberflächen von „*Phyllothallus*" und „*Epitrachys*", abgesehen von der Querstreifung, auf den ersten Blick sehr ähneln können (SCHWEIGERT 1995). Eine genauere Überprüfung der Fossiloberfläche und der Querstreifung sowohl beim Holotypus von *E. rugosus* als auch beim übrigen Material ergab, daß die etwas körnelige Struktur im wesentlichen durch agglutiniertes Material hervorgerufen wird. Dieses besteht meist aus feinstdetritischen Gesteinspartikeln, darunter manchmal *Saccocoma*-Skelettelemente, Schwammrhaxen und Schalenbruchstücke. Auch Foraminiferen können gelegentlich als agglutinierte Komponente vorkommen, wobei sich *Bullopora* sp., *Tolypammina* sp. und *Subbdelloidina luterbacheri* RIEGRAF identifizieren ließen (Abb. 1b). Bei Individuen mit viel agglutiniertem Material wird die Querstreifung undeutlich. Die Menge an agglutiniertem Material ist sehr unterschiedlich und korreliert nicht direkt mit dem Partikelgehalt im

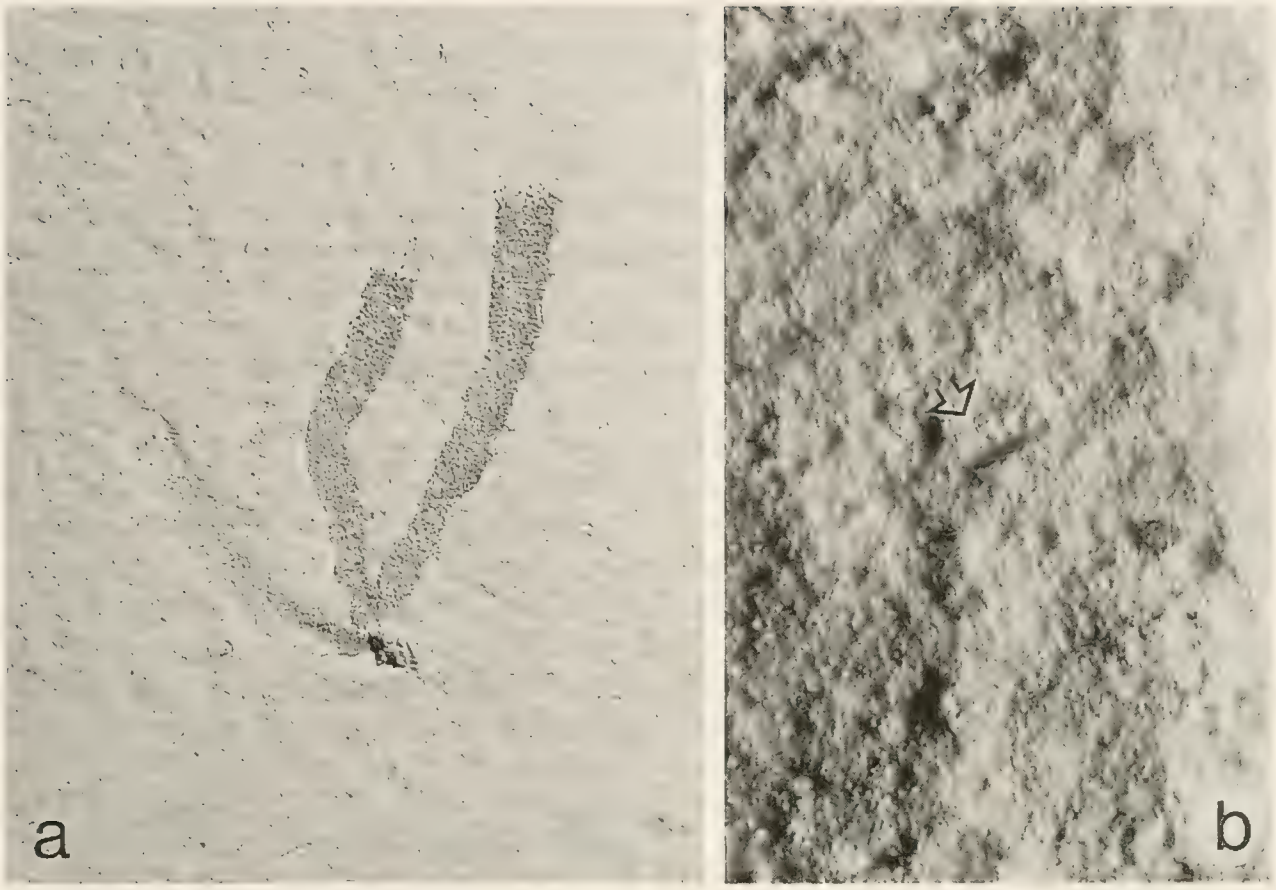


Abb. 1. a. *Muensteria vermicularis* STERNBERG. Solnhofener Plattenkalk, 3 auf einem Lithoklasten angeheftete Individuen. Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Langenaltheim. SMNS Inv.-Nr. 62828 (Coll. W. LUDWIG 1996).– nat. Größe. – b. Detail der Oberfläche von *Muensteria vermicularis* STERNBERG beim Holotypus von *Epitrachys rugosus* EHLERS (siehe Tafel 1, Fig. 1) mit agglutinierter Foraminifere (Pfeil).– x 10.

umgebenden Gestein. Bei je einem Exemplar aus Nusplingen und aus Brunn war nur sehr wenig Material agglutiniert. Bei diesen beiden Stücken ist bei sehr hoher Vergrößerung stellenweise eine feine Längsstreifung auf den „Segmenten" erkennbar, die etwas an die Streifung von Fischschuppen erinnert.

Am schmaleren Ende von *Muensteria vermicularis* kann man bei manchen Stücken noch die Anheftungstelle identifizieren. Bei dem von KOZUR (1970b) als *Epitrachys rugosus* beschriebenen Exemplar wurde diese Anwachsstelle als „Saugnapf" fehlgedeutet. Es handelt sich in diesem Fall um eine kleine Muschelschale. Die Nusplinger Funde sind von ihrer ursprünglichen Unterlage losgerissen und deswegen im basalen Bereich teilweise unvollständig. Bei dem Fund aus Öchselberg sind vier nur in starkem Streiflicht erkennbare Exemplare auf demselben kleinen Lithoklasten aufgewachsen. Ein weiterer bemerkenswerter Fund aus Langenaltheim besteht ebenfalls aus einer kleinen Kolonie von drei sehr gut erhaltenen Exemplaren von *Muensteria vermicularis*, die auf einem kleinen Gesteinsbruchstück sitzen und offenbar zusammen mit diesem von ihrer Unterlage losgerissen worden sind (Abb. 1a). Das schmale „Vorderende" nach KOZURS Interpretation ist also in Wirklichkeit das Hinterende einer dem Substrat aufgewachsenen Röhre. Die Querstreifung kommt durch ringförmigen, sukzessiven Anbau von verschiedenen Komponenten entlang dem Vorderrand der organischen Röhre zustande. Dabei sind die Zuwachsstreifen nicht segmentartig aneinandergelagert, sondern schuppenartig ineinandergeschachtelt, indem die älteren die jüngeren Streifen meistens noch etwas überlagern. Besonders im hinteren Röhrenabschnitt sind die Ringe oft unvollständig und der Zuwachs erfolgte unregelmäßiger. Nahe der Basis kann man häufig überhaupt keine

Streifung erkennen, da dort besonders viel und relativ grobes Material agglutiniert wurde (Taf. 2, Fig. 2). Nach vorne zu verschmälert sich die Röhre plötzlich wieder und bildet einen löffelartig abgerundeten Vorderrand (Taf. 3, Fig. 1–2). Dieser vordere Bereich ist in der Regel deutlich schwächer gestreift. Außerdem findet man dort immer nur sehr wenig agglutiniertes Material. Bei dem größten vorliegenden Exemplar (aus Brunn, Taf. 1, Fig. 3), das nur sehr wenig Material agglutiniert hat, kann man etwa 120 Querstreifen abzählen. Die Nusplinger Funde und auch einige Stücke aus dem Solnhofener Plattenkalk sind vorne unvollständig erhalten und erscheinen deswegen quer abgestutzt oder auch unregelmäßig abgerissen. Bei einem anderen Nusplinger Fund liegen zwei isolierte Teilstücke noch räumlich eng beieinander, so daß der Schluß naheliegt, daß die Röhre von einem Freßfeind in die Plattenkalk-Wanne eingetragen und dort zerbissen wurde.

Bei einigen fränkischen Exemplaren, darunter auch dem Holotypus, hebt sich der vordere Abschnitt farblich kaum vom Nebengestein ab, während der größere hintere Abschnitt stark limonitisch imprägniert ist. Diese auffällige Imprägnation, die auf eine vorhergehende Pyritisierung hinweist, läßt auf den Einbau organischen Materials in die Röhre schließen, was die Röhre trotz des zusätzlich agglutinierten Materials bis zu einem gewissen Grad flexibel machte. Bei den Nusplinger Stücken ist nur dieser hintere Abschnitt erhalten; das fehlende Vorderende könnte indessen auch abgebissen worden sein. Bei einigen vollständigen fränkischen Exemplaren erkennt man ganz vorne noch eine schmale, wenige Millimeter über den gerundeten Bereich schnauzenartig hinausragende, schemenhafte Struktur (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1; Abb. 1a). Hierbei könnte es sich möglicherweise um Abdrücke vom Vorderende des Wurmkörpers selbst handeln (zusammengelegte Tentakelarme?).

5. Stratigraphische Reichweite von *Muensteria vermicularis* Sternberg

Die ältesten gesichert datierten Funde von *Muensteria vermicularis* stammen aus den ostbayerischen Plattenkalken von Brunn bei Regensburg, die der Subeumela-Subzone zugerechnet werden müssen (Röper et al. 1996). Die Altersstellung des Belegstücks aus den Plattenkalken vom Öchselberg ist momentan mangels bestimmbarer Ammonitenfunde noch unsicher. Jünger als die Plattenkalke von Brunn ist der Nusplinger Plattenkalk der westlichen Schwäbischen Alb, der aber ebenfalls noch in das Ober-Kimmeridgium (Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone) zu stellen ist. Eine Anzahl Belegstücke von *Muensteria vermicularis*, darunter auch der verschollene Holotypus sowie der Holotypus von *Epitrachys rugosus*, stammen aus den Oberen Solnhofener Schiefern von Eichstätt und Langenaltheim, die der Hybonotum-Zone (Rueppellianum-Subzone) des Unter-Tithoniums angehören. Die jüngsten bislang vorliegenden Belege stammen aus den mergeligen Plattenkalken vom Goldberg bei Kelheim sowie aus den sogenannten Oberen Hienheimer Schichten von Ried bei Hienheim (vgl. Röper & Rothgaenger 1998). Beide Vorkommen gehören der jüngeren Hybonotum-Zone (Moernsheimensis-Subzone) des Unter-Tithoniums an. In anderen bekannten oberjurassischen Plattenkalk-Vorkommen, wie denjenigen von Cerin oder Canjuers in Ostfrankreich, wurde *Muensteria* noch nicht nachgewiesen. Alle bisher vorliegenden Funde von *Muensteria* stammen aus Plattenkalken, mit einer Ausnahme (siehe unten!).

6. Beziehungen zu weiteren Wurmröhren

Bei *Muensteria vermicularis* Sternberg handelt es sich nach obigen Ausführungen nicht um einen freibeweglichen Wurmkörper, sondern lediglich um die Röhre eines sessilen, teilweise agglutinierenden Organismus, dessen Röhre aber offensichtlich noch eine gewisse Flexibilität

besaß. Man darf diesen wohl in der Verwandtschaft der Fächerwürmer (Sabellidae) vermuten, die hornige oder membranartige Röhren bauen und daran Partikel agglutinieren. Im Gegensatz zu den im Malm häufigen Röhrenwürmern der Art „*Terebella*" *lapilloides* MÜNSTER (vgl. KLIEBER 1985), die auf verschiedenen Hartsubstraten wie Kieselschwämmen oder Muschelschalen in ganzer Länge aufgewachsen sind, waren die Röhren von *Epitrachys* nur mit ihrer Basis festgewachsen. Letztere erreichen größere Dimensionen, vor allem eine wesentlich größere Breite. Eine Unterscheidung verschiedener Arten von *Muensteria* erscheint nicht möglich, zumal man den Weichkörper nicht kennt. Die Art und Menge des agglutinierten Materials dürfte kein taxonomisch verwertbares Merkmal darstellen, zumal ein und derselbe Organismus das jeweils in seiner nächsten Umgebung zur Verfügung stehende Material nutzen mußte. Auch die Längen-/Breitenverhältnisse eignen sich nicht zu einer artlichen Trennung, da bereits mehrere Individuen von einer einzigen Fundstelle entsprechend stark variieren.

Mit *Muensteria* vergleichbar sind eine Reihe weiterer mutmaßlicher Wurmröhren verschiedenster stratigraphischer Herkunft. Bemerkenswert ist dabei insbesondere eine frappierende Ähnlichkeit mit röhrenförmigen Fossilresten der Gattung *Sinospongia* aus dem Präkambrium von China, die als Schwämme (CHEN & XIAO 1992) oder neuerdings sogar als algenartige Bakterienagglomerate mit Affinitäten zur Ediacara-Fauna angesehen wurden, wobei allerdings eine Deutung als Wurmröhren auch nicht ausgeschlossen wurde (STEINER 1994: 134). Mit *Muensteria* gemeinsam sind nicht nur die allgemeine Wuchsform, die Größenverhältnisse und die Querringelung, sondern auch ein Fehlen der Querornamentierung im basalen Bereich. Eine Fragmentierung wie bei *Sinospongia* scheint bei *Muensteria* gelegentlich ebenfalls vorzukommen (vgl. FRICKHINGER 1994, Abb. 145), jedoch konnte bei letzteren eine Mazerierung, die zu einer Veränderung des Abstands der Querstrukturen führt, in keinem Fall beobachtet werden. Vermutlich war dies wegen der stärkeren Sklerotisierung der Röhre bei *Muensteria* nicht mehr möglich. Im Gegensatz zu den präkambrischen Formen ist bei *Muensteria* selbst in bituminösem Sediment, wie es bei einem Nusplinger Belegstück vorliegt, keinerlei organische Substanz mehr erkennbar.

Ein bemerkenswert ähnlicher Aufbau wie bei *Muensteria* kommt ferner bei den mutmaßlichen Wurmröhren der Gattung *Byronia* vor, die von MATTHEW (1899) aus dem Mittel-Kambrium von Kanada beschrieben wurde. Letztere soll einen hornigen Aufbau besitzen, scheint aber im Gegensatz zu *Sinospongia* bereits an der Basis gestreift zu sein.

Besonders gut mit *Muensteria* vergleichbar ist auch die Oberflächenstruktur der Röhren der zu den Sabellidae gerechneten Gattung *Spirographites* ASTRE, die aus der Unterkreide von Spanien beschrieben wurde (HOWELL 1962, Abb. 953b). Die an diese Form anschließende rezente Gattung *Spirographis* bildet aufrechtstehende Kolonien, die an Schornsteine erinnern.

Bei den von FUCHS (1935) aus dem Schwäbischen Jura beschriebenen, aber nicht abgebildeten „Terebellen" handelt es sich nach eigener Überprüfung keineswegs, wie vermutet werden könnte, um fossile agglutinierte Wurmröhren, die mit *Muensteria* vergleichbar wären, sondern um verschiedenartige Grabgänge, die teilweise mit Fischresten u.ä. ausgekleidet sind. Ein ebensolcher Bau wurde beispielsweise von BROMLEY (1990) als *Thalassinoides suevicus* RIETH abgebildet.

7. Ökologie von *Muensteria*

Das höchst sporadische, nicht an bestimmte Horizonte gebundene Auftreten von *Muensteria*-Röhren in oberjurassischen Plattenkalken zeigt, daß es sich dabei nicht um ein autochthones Faunenelement handeln kann. Stets gibt es Hinweise auf eine Herkunft aus einem wesentlich höherenergetischen benachbarten Milieu, in dem besiedelbare Hartgründe vorhanden waren. Autochthone Vorkommen von *Muensteria* innerhalb der Plattenkalk-Fazies sind nicht be-

kannt. Die Plattenkalk-Typen, in denen *Muensteria* vorkommt, zeigen jedoch außerordentlich unterschiedliche Faziesbereiche an, die von tiefen Beckenstrukturen (>80 m) wie in Nusplingen bis zu abgeschnürten Flachwasserlagunen wie in Brunn (<10 m) reichen. Entweder muß man deswegen *Muensteria* eine beträchtliche ökologische Amplitude unterstellen, oder, falls dies nicht der Fall war, müssen die *Muensteria*-Kolonien in Flachwasserarealen gesiedelt haben, aus denen sie bei Stürmen oder durch räuberische Organismen herausgerissen wurden. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, daß ein *Muensteria*-Exemplar von Kelheim auf einer Schichtfläche liegt, auf der auch kleine Brachiopoden (~ 1cm) und kleine Coronen von regulären Seeigeln (< 1cm) angereichert sind, die ebenfalls von nahen Hartgrundbiotopen eingespült worden sein müssen. Bei den Funden aus dem Nusplinger Plattenkalk ist auffällig, daß die im Sediment reichlich vorhandenen monaxonen Schwammnadeln nicht von *Muensteria* agglutiniert wurden. Möglicherweise kann man daraus schließen, daß die *Muensteria*-Kolonien noch oberhalb einer Zone mit monaxonen Kieselschwämmen siedelten, so daß deren Spicula deswegen nicht zur Verfügung standen. Andere, noch unpublizierte Würmer des Nusplinger Plattenkalks nutzten hingegen vorzugsweise diese monaxonen Spicula zum Bau ihrer Röhren.

In leicht dolomitisierten Massenkalken an der Basis einer „Krummen Lage" innerhalb von Plattenkalken des Ober-Kimmeridgiums im Steinbruch am Kollerhof bei Kallmünz-Dinau NW Regensburg (Fränkischer Malm zeta 1 bei MULLER 1961) unweit des Brunner Plattenkalk-Vorkommens fallen in Gesteinsschnitten röhrenartige Querschnitte auf. Diese bestehen aus einer dichten, strukturlosen Matrix mit vereinzelt darin eingelagerten Schwammrhaxen und heben sich vom umgebenden porösen Sediment durch ihre wesentlich dunklere Färbung deutlich ab. Der Wanddurchmesser der Röhren beträgt etwa 0,2–2 mm (sekundäre mikrobielle Verkalkung), der Innendurchmesser bis maximal 9,8 mm. Damit entsprechen diese Röhren von ihren Dimensionen her genau den *Muensteria*-Röhren aus der Plattenkalk-Fazies. Gewöhnliche Serpelröhren bestehen im Gegensatz zu diesen Resten aus lagigem Kalzit. Die sonst im süddeutschen Oberjura recht verbreiteten *Terebella*-Röhren bestehen aus wesentlich mehr agglutiniertem Material. Wahrscheinlich handelt es sich bei den Röhren aus Dinau um eine (par-)autochthone *Muensteria*-Kolonie, die ebenso wie heutige Sabelliden der Gattung *Spirographis* aufrecht im Sediment steckten oder auf Hartgründen festgeheftet waren. Der Massenkalk an der Basis der „Krummen Lage" von Dinau enthält zudem Korallenreste, Bivalven und Gastropoden und bezeugt somit ein Flachwasserbiotop mit entsprechenden primären und sekundären Hartgründen, das möglicherweise in die räumlich eng benachbarte Plattenkalk-Fazies hineingeglitten ist.

8. Dank

Einen großen Anteil des neu untersuchten Materials von *Muensteria* verdanken wir der Aufmerksamkeit von M. Kapitzke, M. Rieter und R. Hugger (Grabungsteam Nusplingen) sowie Frau M. Rothgaenger (Kallmünz). Die Kenntnis zusätzlichen Materials verdanken wir den Herren M. Gehrer und J. Wagner (Schierling). Für die freundliche Betreuung bei der Sichtung von Belegmaterial und für die Ausleihe von Vergleichsmaterial danken wir Dr. G. Schairer und Dr. W. Werner (beide München). Letzterem verdanken wir die Vermittlung seltener Literatur, ohne die diese Arbeit nicht in dieser Form möglich gewesen wäre. Weiterhin danken wir der Deutschen Forschungsgemeinschaft für ihre finanzielle Unterstützung (Projekt DI 680/1).

9. Schriftenverzeichnis

ANDREWS, H. N. (1955): Index of generic names of fossil plants.– Bull. U. S. geol. Surv., **1013**: 1-262; Washington.

BROMLEY, R. G. (1990): Trace Fossils. Biology and Taphonomy.– Special topics in Palaeontology, **3**, XI+280 S., zahlr. Abb.; London (Unwin Hyman).

CHEN, M. & XIAO, Z. (1992): Macrofossil biota from Upper Sinian Doushontuo Formation in Eastern Yangtse gorges, China.– Acta palaeont. Sinica, **31**: 513–529, 3 Abb., 6 Taf.; Peking.

D'ALESSANDRO, A. & BROMLEY, R. G. (1987): Meniscate trace fossils and the *Muensteria – Taenidium* problem.– Palaeontology, **30**: 743–763, 11 Abb.; London.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht.– Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 2 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M, RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995.– Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) - Grabungskampagne 1996.– Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 19 S., 4 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

EHLERS, E. (1868): Über eine fossile Eunicee aus Solnhofen (*Eunicites avitus*) nebst Bemerkungen über fossile Würmer überhaupt.– Z. wiss. Zool., **18**: 421–443, 1 Taf.; Leipzig.

EHLERS, E. (1869): Über fossile Würmer aus dem lithographischen Schiefer in Bayern.– Palaeontographica, **17**: 145–175, 7 Taf.; Cassel.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

FRIZZELL, L. D. & EXLINE, H. (1966): Holothuroidea – Fossil record. – In: MOORE, R. C.: Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata, **3/2**: 646–672, 16 Abb.; New York (Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press).

FUCHS, B. (1935): Terebellen aus dem Weißjura Schwabens.– Zbl. Mineral. etc., B, **1935**: 210–215; Stuttgart.

GIEBEL, C. (1857): Zur Fauna des lithographischen Schiefers von Solenhofen. – Z. ges. Naturwiss., **5/6**: 373–388, 2 Taf.; Berlin.

HOWELL, B. F. (1962): Worms.– *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part W, Miscellanea. S. 144–177, 24 Abb.; Lawrence & New York (University of Kansas & Geol. Soc. America).

KLIEBER, D. (1985): Über einen Fund von „*Terebella*" *lapilloides* Münster (1833) aus dem Mitteloxford der Mittleren Frankenalb.– Geol. Bl. NO-Bayern, **34/35**: 125–136, 2 Taf.; Erlangen.

KOZUR, H. (1970): Zur Klassifikation und phylogenetischen Entwicklung der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta).– Freiberger Forschungshefte, C, **260**: 32–82, 12 Taf., 2 Tab.; Leipzig.– [1970a]

KOZUR, H. (1970): Fossile Hirudinea aus dem Oberjura von Bayern.– Lethaia, **3**: 225–232, 6 Abb., Oslo.– [1970b]

KOZUR, H. (1971): Die Euniciden und Phyllodociden des Mesozoikums.– Freiberger Forschungshefte, C, **267**: 73–102, 17 Taf.; Leipzig.

KVAČEK, J. & STRAKOVÁ, M. (1997): Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. 201 S, 67 Taf.; Prague (National Museum).

MATTHEW, G. F. (1899): Upper Cambrian of Mount Stephen, British Columbia: the trilobites and worms.– Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 2, **5/4**: 39–66, 2 Taf.; Ottawa.

MÜLLER, M. (1961): Die Entwicklung von Malm und Kreide im Raum Parsberg – Kallmünz (Oberpfalz).– Erlanger geol. Abh., **40**: 1–48, 3 Taf., 19 Abb., 1 Kt.; Erlangen.

PINNA, G. (1990): Enzyklopädie der Fossilien. 232 S., 40 Taf. zahlr. Abb.; Augsburg (Weltbild-Verlag).

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1995): Eine neue Fossillagerstätte in den ostbayerischen Oberjura-Plattenkalken bei Brunn/Oberpfalz – Erster Forschungsbericht.– Jber. Mitt. Freunde Bayer. Staatssamml. Paläont. histor. Geol., **23**: 32–46, 4 Taf., 1 Abb.; München.

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1996): Grabungen in den ostbayerischen Plattenkalken von Brunn bei Regensburg.– Fossilien, **1996**: 31–36; Korb.

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1998, im Druck): Zur Altersdatierung und Paläoökologie der Oberjura-Plattenkalke von Brunn (Oberes Kimmeridgium/Oberpfalz).– Acta Albertina Ratisbonensia, **50/2**; Regensburg.

Röper, M. & Rothgaenger, M. (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). Echinodermen-Biotope im südfränkischen Jura. 110 S., 156 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Röper, M., Rothgaenger, M. & Rothgaenger, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg); 102 S., 126 Abb., 10 Taf.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Schweigert, G. (1995): Neue Pflanzenfunde aus den Plattenkalken von Nusplingen (Oberjura, Schwäbische Alb).– Terra Nostra, **4**, 65. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Abstracts und Poster, 54–55; Bonn – Hildesheim.

Schweigert, G., Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M. & Hugger, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Württemberg).– Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **236**: 1–12, 7 Abb.; Stuttgart.

Steiner, M. (1994): Die neoproterozoischen Megaalgen Südchinas.– Berliner geowiss. Abh., E, **15**: 1–146, 86 Abb., 20 Taf; Berlin.

Sternberg, K. M. (1833): Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. II. Band, **5/6**: 1–80, 26 Taf.; Prag (J. Spurny).

Tafel 1

Fig. 1–6. *Muensteria vermicularis* Sternberg.– nat. Größe.

Fig. 1. H o l o t y p u s von *Epitrachys rugosus* Ehlers (BSPM Inv.-Nr. AS I 744). Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Raum Eichstätt (nicht Kelheim!).

Fig. 2. SMNS Inv.-Nr. 62827. Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Raum Eichstätt.

Fig. 3. BSPM Inv.-Nr. 1993 XVIII 1. Brunner Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone, Plattenkalklage 1/17 (vgl. Profil in Röper & Rothgaenger 1998).

Fig. 4. SMNS Inv.-Nr. 62832. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schicht PK 4, 12 cm von oben (Grabung Museum 1993).

Fig. 5. SMNS Inv.-Nr. 62829. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, unhorizontiert (Fund Exkursion Rudolf-Steiner-Schule 1995).

Fig. 6. BSPM Inv.-Nr. 1993 XVIII 2. Brunner Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone, Plattenkalklage 1/8 (vgl. Profil in Röper & Rothgaenger 1998).

Tafel 2

Fig. 1–2. *Muensteria vermicularis* Sternberg.

Fig. 1. Detail des Vorderendes von Abb. 1a. mit schnauzenartiger Struktur.

Fig. 2. Detail des Hinterendes von Taf. 1, Fig. 2 mit sehr grobem agglutiniertem Detritus und zwei angehefteten kleinen Austern.

Maßstab jeweils 2 mm.

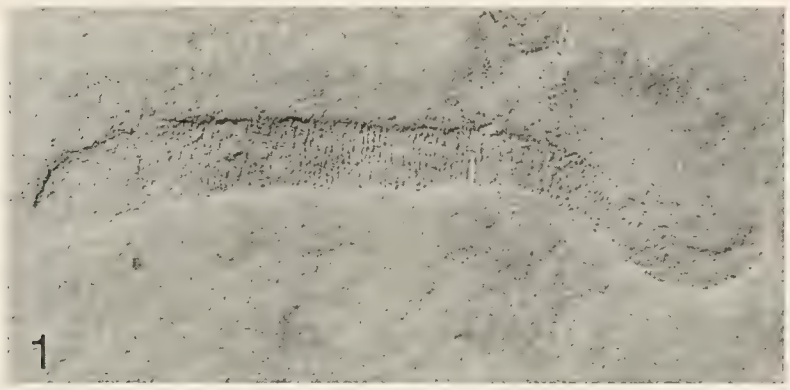
Tafel 3

Fig. 1–2. *Muensteria vermicularis* Sternberg.

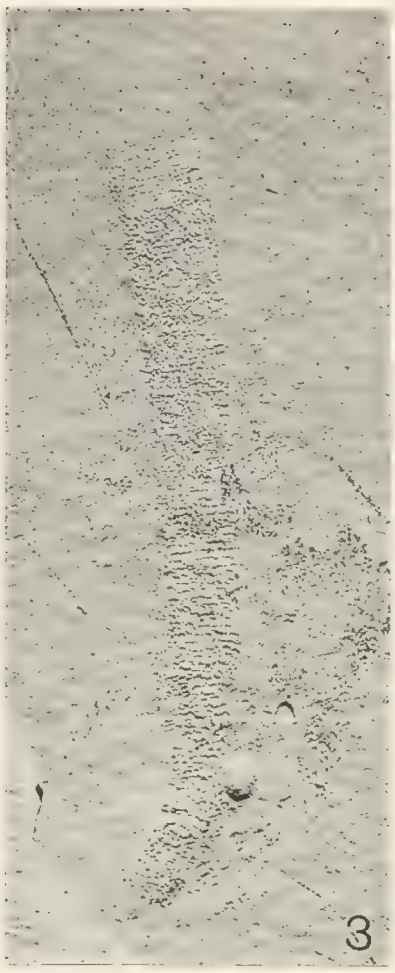
Fig. 1. Holotypus von „*Epitrachys rugosus*". Detailvergrößerung des Vorderendes. Auch hier sind noch kleine Partikel agglutiniert (Pfeil).

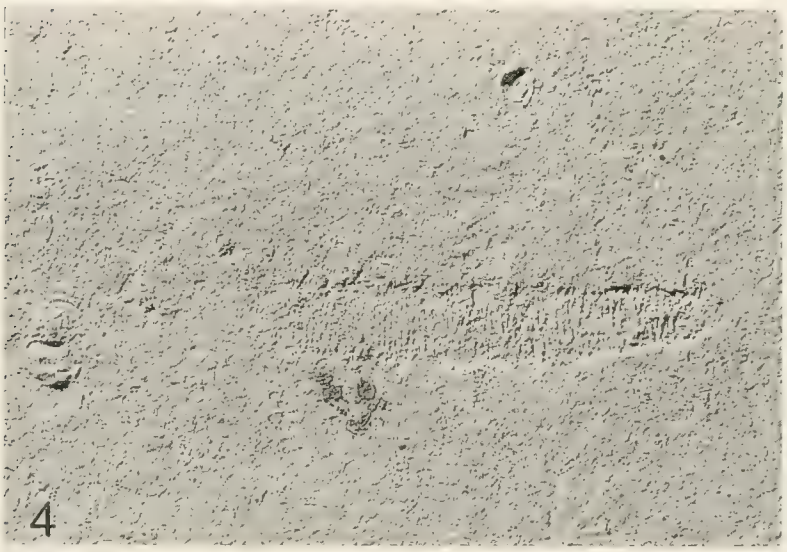
Fig. 2. Detailvergrößerung des löffelförmig abgestutzten Vorderendes von Taf. 1, Fig. 3.

Maßstab jeweils 2 mm.

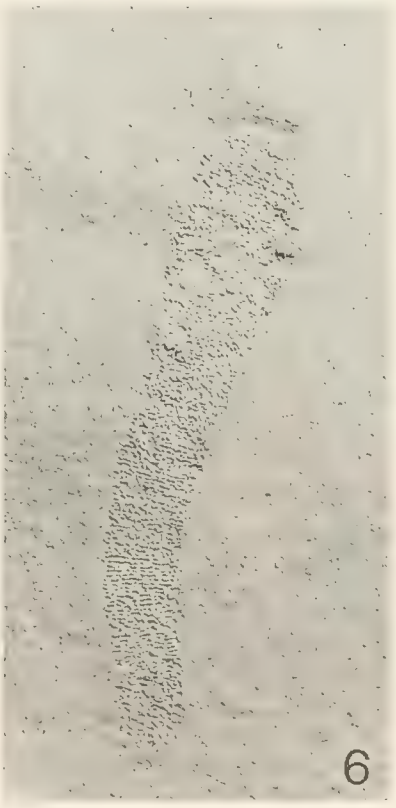

1

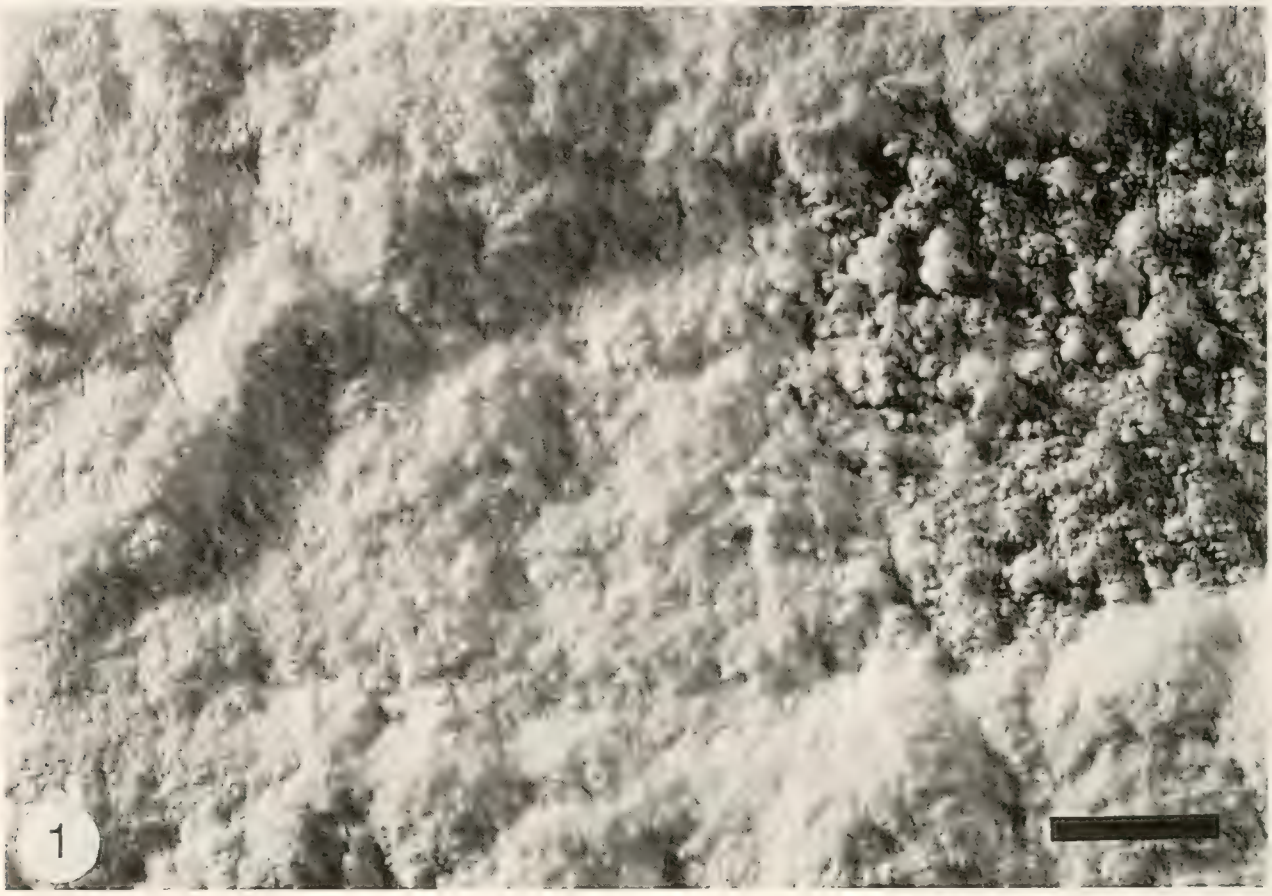
2

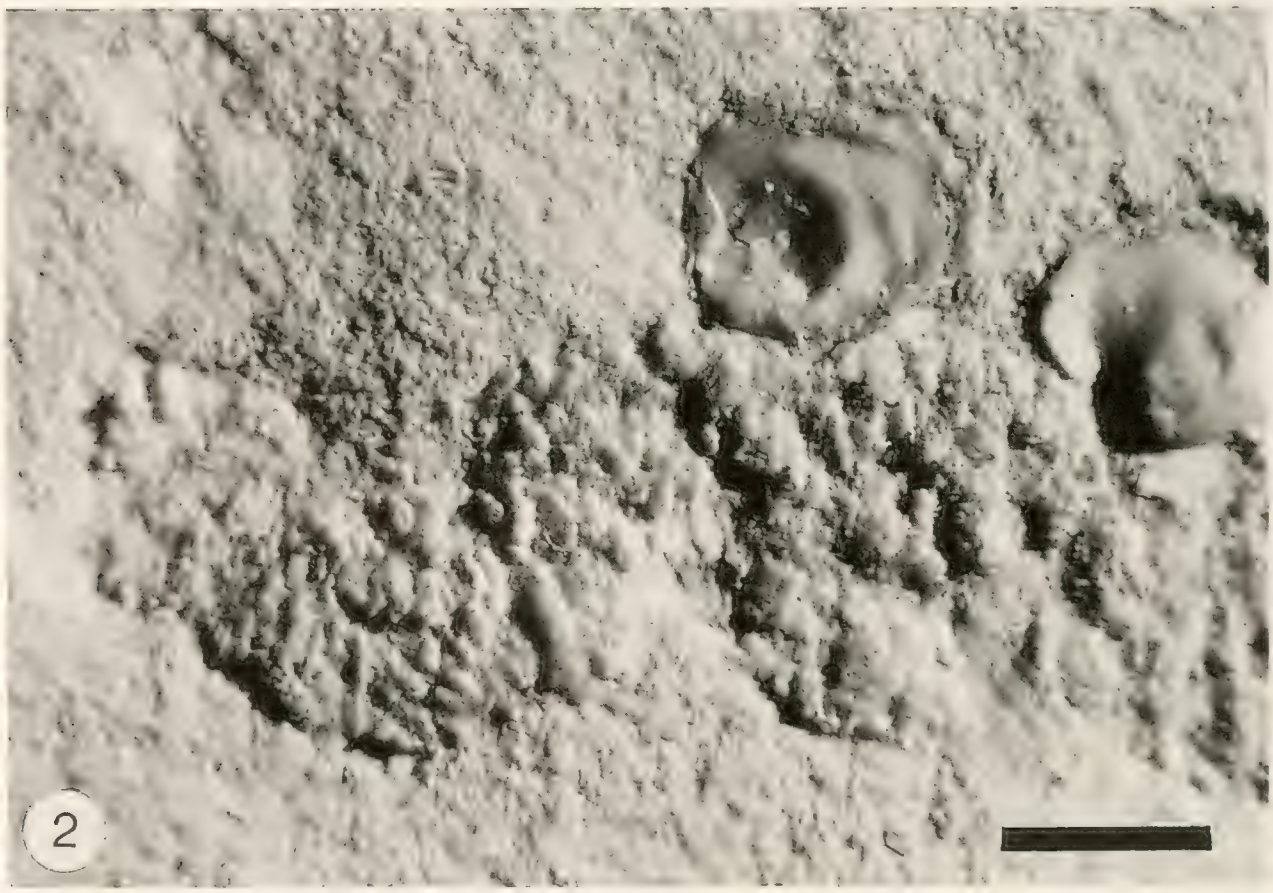

3


4

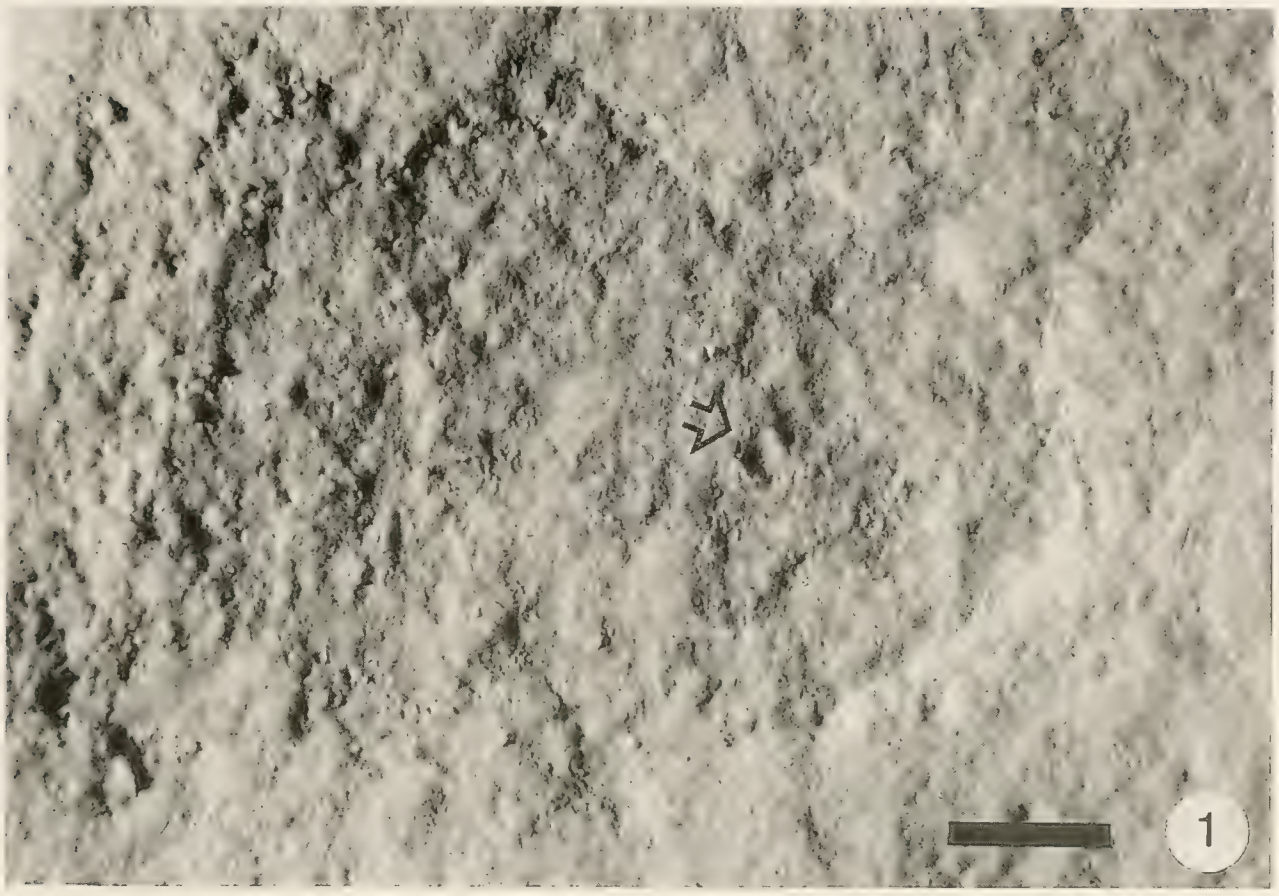
5

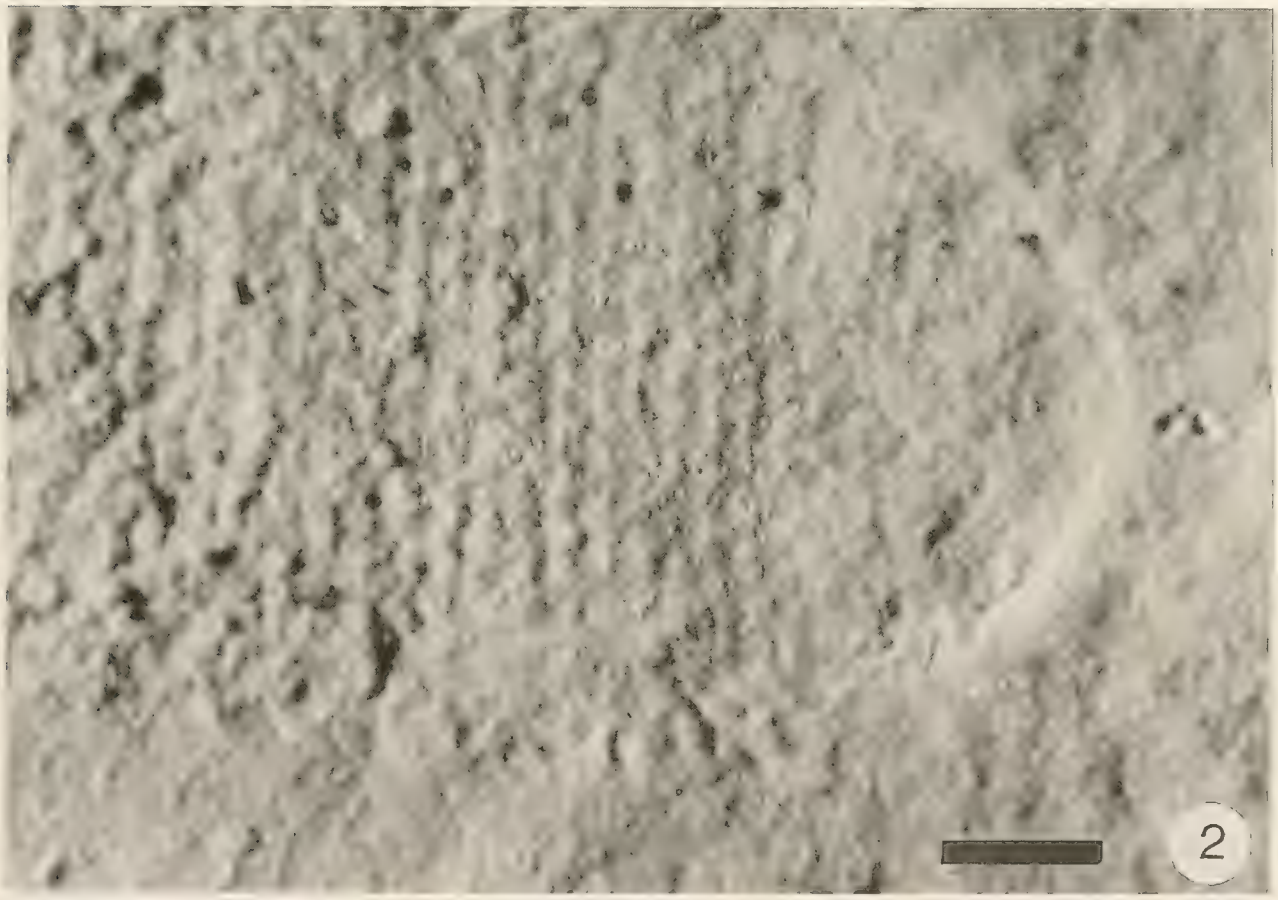

6





SCHWEIGERT, DIETL, RÖPER: Muensteria vermicularis **Tafel 2**





SCHWEIGERT, DIETL, RÖPER: Muensteria vermicularis Tafel 3

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	39–62	München, 15. 12. 1998

Die Bivalvenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim 1820), Limidae

Von Pia Fischer*

Mit 6 Abbildungen, 12 Tabellen und 6 Tafeln

Zusammenfassung

Mit dieser Arbeit wird die systematisch-palökologische Untersuchung der Bivalvenfauna des Schwammstotzens von Biburg fortgesetzt (vgl. Yamani 1982, 1983; Hurst 1992). Der vorliegende Teil behandelt eine morphogenetische Erfassung der Art *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim 1820) aus der Familie der Limidae.

Es lassen sich vier Varietäten erkennen, die sich bezüglich der Größe und Form voneinander unterscheiden.

Während sich in der lateralen Verteilung (Bereich A/B, stotzennah, -fern) der Formen keine bevorzugte Verbreitung erkennen läßt, ist ein Zusammenhang von Häufigkeit und Größe mit den Lebensbedingungen und dem Riffwachstum erkennbar.

Abstract

The taxonomic and palaeoecological studies of the bivalves from the reefmound at Biburg are continued (Yamani 1982, 1983; Hurst, 1992). In the fourth part the species *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim 1820) of the family Limidae is studied.

There are four different variations concerning size and shape of the species.

No lateral distribution pattern (range A/B, near-reef, off-reef) of the species is recognizable, but there is a connection between frequency, size, living conditions and growth of the reef mound.

1. Einführung

In dem ehemaligen Gemeindesteinbruch von Biburg - Markt Nennslingen (Blatt Thalmässing 6933, 1:25000, R 44 40 050, H 54 32 850) ist in den Werkkalken des Weißjura β (Planula-Zone des Oberoxford) ein Kieselschwammriff (s. Abb. 1) eingeschaltet. Bei den Ausgrabungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, im Jahr 1980 wurden dieses Riff und seine direkte Umgebung systematisch aufgenommen und beprobt (Förster & Schairer 1987; Schairer & Yamani 1982).

Im Gegensatz zu anderen Schwammriffen des süddeutschen Oxford enthält das Biburger

* Dipl.-Geol. P. Fischer, Auenstraße 68, 80469 München

Abb. 1: Kieselschwammriff im ehemaligen Gemeindesteinbruch Biburg

Riff eine reiche Megafauna, darunter zahlreiche Bivalven, die im Rahmen von taxonomischen und palökologischen Studien untersucht werden. So sind bisher bei den Bivalven die Gruppen Arcacea, Mytilacea, Pinnacea, Amusiida und Pectinidae bearbeitet worden (YAMANI 1982, 1983; HURST 1992).

Hier werden diese Studien mit der Bearbeitung der Art *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM 1820) aus der Familie der Limidae fortgesetzt. Es wurden 32 Stücke, die als Stein- oder Prägekern erhalten sind, bestimmt. Die Ergebnisse wurden im Rahmen einer Diplomarbeit erzielt (FISCHER 1997)

2. Material und Methode

Bei der Beprobung wurde eine systematische Einteilung des Schwammstotzens vorgenommen. Grundsätzlich lassen sich zehn Kalkbänke erkennen. Diese wurden vom stratigraphisch Jüngeren ins stratigraphisch Ältere mit den Zahlen 1 bis 10 durchnumeriert. Die Numerierung der Bänke wurde von SCHAIRER & YAMANI (1982: 14, Abb. 2) übernommen.

Der eigentliche Schwammstotzen umfaßt die Bänke 1 bis 7. In der horizontalen Richtung wurde der Aufschluß in einen nördlichen (B) und einen südlichen (A) Abschnitt mit je zwei Unterabschnitten eingeteilt: Mit (a) wurde der stotzenferne, mit (b) der stotzennahe Bereich gekennzeichnet. Vom eigentlichen Stotzenkern, nahe der Mitte des Aufschlusses, findet sowohl nach Norden als auch nach Süden ein kontinuierlicher Übergang in die Bankfazies statt.

Der Kernbereich ist durch hellen, massigen Kalkstein charakterisiert, der sich hauptsächlich aus Algenmatten und Stromatolithen zusammensetzt. Der Schwammanteil ist hier mit weniger als zehn Prozent äußerst gering. Weitere faunistische Elemente sind sessile Foraminiferen und Brachiopoden. Grabbauten und -röhren weisen auf eine zusätzliche Besiedelungsaktivität hin.

Die Hohlräume zwischen den Schwammresten sind mit pelsparitischen Erosionsresten verfüllt, zwischen den Algenmatten überwiegt der mikritische Anteil. Die zwischen Kern- und Bankfazies eingeschaltete Übergangszone zeichnet sich durch bioklastischen hellen Mikrit aus. Auf einer Breite von zwei bis drei Metern ist hier der Anteil des Faunenreichtums des gesamten Schwammstotzens am größten. Neben Schwämmen und Brachiopoden erscheinen Bivalven, Crustaceen und Ammonoideen.

Die Bankung nimmt im gleichen Maße in Richtung Bankfazies zu, wie die Häufigkeit und Größe der Schwammreste abnimmt. Zugleich verringert sich auch der Anteil der biogenen Elemente sowie der der Algenmatten.

Lithologisch überwiegt hier das helle mikritische Gestein, in das zusätzlich psammitischer Detritus eingelagert ist. Der Detritus setzt sich mehr aus Bio- und weniger aus Lithoklasten zusammen. In der Bankfazies tritt wieder vermehrte Bioturbation auf.

Sämtliche Ctenostreon-Exemplare sind in den hell-gelblichen mikritischen Kalk, der je nach Bank unterschiedliche Anteile an Komponenten enthält, eingebettet.

Die Bankverteilung der Bivalven ist der Tabelle 1 zu entnehmen, ihr Auftreten innerhalb der einzelnen Bänke der Tabelle 2. Zwei Klappen aus dem A-Bereich konnten weder stotzennah noch stotzenfern zugeordnet werden.

Tab. 1: Bankverteilung der Ctenostreon-Exemplare

Bank	lose	2	3	4	5	6	7	Gesamt
n	6	1	1	2	10	9	3	32
%	18.7	3.1	3.1	6.3	31.3	28.1	9.4	100

Tab. 2: Horizontale Verteilung der Ctenostreon-Exemplare

A	18	a	4
		b	12
B	8	a	4
		b	4

Sämtliche in dieser Arbeit bearbeiteten Stücke sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München unter der Inventarnummer 1980 XXX aufbewahrt. Sie liegen als Stein- oder Prägekerne vor, an denen nur noch sehr selten Schalenreste festzustellen sind. Seitenränder und Ohren sind häufig unvollständig.

Die Merkmale der Schaleninnenseite sind ebensowenig erhalten wie die der Schloßregion.

Die Bivalven wurden nach der üblichen Methode präpariert, d.h. mit Hammer und Meißel bzw. Präpariernadeln aus dem Gestein herausgearbeitet.

Folgende Parameter wurden vermessen (s. Abb. 2):

H	=	Höhe
L	=	Länge
HH-O	=	Höhe des Hinterohres
LH-O	=	Länge des Hinterohres
HV-O	=	Höhe des Vorderohres
LV-O	=	Länge des Vorderohres
α	=	Apikalwinkel

Ist die Höhe H in Prozenten angegeben, so wurde die Länge L gleich 100 gesetzt und H in Abhängigkeit davon berechnet. In den Tabellen tauchen zusätzlich folgende Abkürzungen auf:

RK	=	rechte Klappe
LK	=	linke Klappe
DK	=	Doppelklappe
n	=	Anzahl
m	=	Mittelwert mehrerer Werte
Vb	=	Variationsbreite
WE	=	Wachstumseinschnitt (bei juvenilen Stücken)

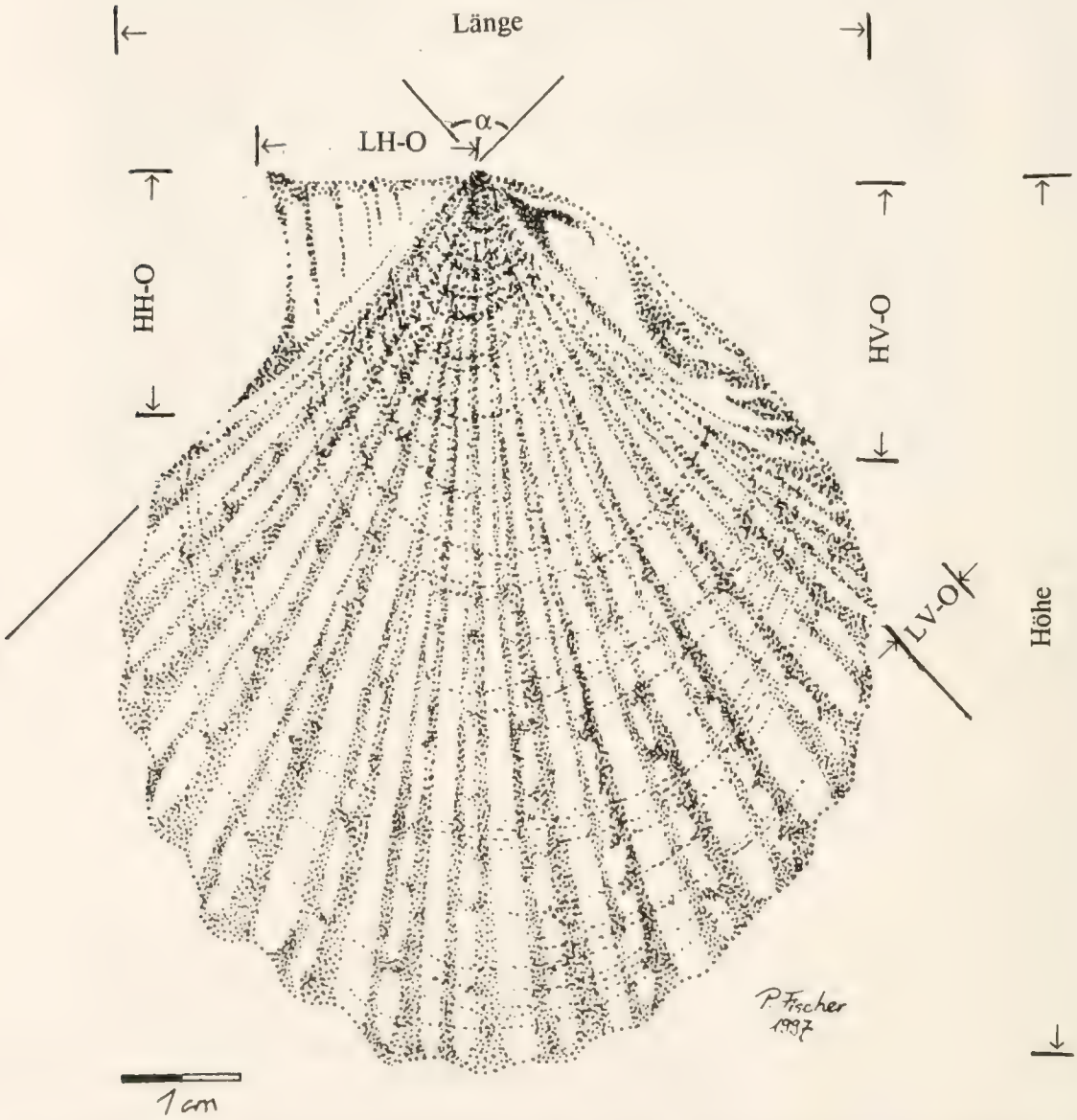


Abb. 2: Rechte Klappe von *Ctenostreon pectiniforme* SCHLOTHEIM (Abkürzungen der Meßparameter s.Text)

3. Systematik

Nach CARTER (1991) läßt sich die Systematik folgendermaßen gliedern:

Klasse BIVALVIA LINNÉ, 1758

Unterklasse PTERIOMORPHA BEURLEN, 1944

Ordnung LIMOIDA RAFINESQUE, 1815

Überfamilie LIMOIDEA RAFINESQUE, 1815

Familie LIMIDAE RAFINESQUE, 1815

Gattung *Ctenostreon* EICHWALD, 1862

Diagnose und Anmerkungen:

Nach ARKELL (1932) wird die Gattung *Ctenostreon* EICHWALD folgendermaßen charakterisiert: Die Schale der annähernd gleichklappigen und gleichseitigen Form ist mit etwa 12 radialen Rippen, die mit röhrenförmigen Stacheln besetzt sind, versehen. Zum anterioren Schalenrand hin ist die Schalenform leicht schräg. Beide Ohren sind mäßig lang und breit, wobei das Vorderohr mindestens ebenso groß wie das hintere ist. In der dreieckigen Cardinalarea sitzt zentral eine schräg ausgelängte Ligamentgrube. Die Byssuslücke ist breit und lang, sie reicht in etwa bis zur Mitte des vorderen Schalenrandes. Der große Muskeleindruck der monomyaren Form sitzt randlich.

Diese Gattungsdiagnose erweitert COX (1952) noch um einige Merkmale. Er beschreibt den unregelmäßigen Umriß der dickschaligen Formen als rund bis trapeziform bzw. subquadratisch. Die Wirbelregion wirkt zusammengepreßt mit nicht hervorspringendem Wirbel. Die Gattung *Ctenostreon* besitzt keine Lunula, die Cardinalarea ist aber häufig und vor allem mit Zunahme der Schalendicke ausgelängt.

Die breiten, gerundeten Rippen sind teilweise schuppig ausgebildet, teilweise mit stachelartigen Erhebungen versehen. Zur Byssuslücke bemerkt COX zusätzlich, daß sie bei den dickschaligsten Stücken nicht mehr klafft, sondern geschlossen ist.

Bei der Definition der Ohren finden sich in der Literatur des öfteren Widersprüchlichkeiten. Während ARKELL (1932) bei der Gattungsdiagnose das Vorderohr als das größere angibt, bezeichnet er bei der Artenbeschreibung das schmälere, gefältelte als das Vorderohr, während das Hinterohr groß und rechtwinklig ist. Damit stimmt er mit der Definition von COX überein.

Da bei den Stücken aus den Biburger Schwammkalken eindeutige Merkmale, wie z.B. die Byssuslücke, fehlen, wurde zur Orientierung der Klappen die Definitionen von COX und ARKELL herangezogen, um Unstimmigkeiten zu vermeiden, wie sie bei den Ausführungen von YAMANI (1975) zur Beschreibung der Fauna von Laisacker auftreten. Er definiert das Hinterohr als schmal und gefältelt und das Vorderohr als groß und rechtwinklig. Damit wählt er eine gegensätzliche Klappenorientierung als die allgemein in der Literatur verwendete.

Nach CARTER (1991) gehört *Ctenostreon* als Mitglied der Familie der Limidae zur Ordnung der Limoidea.

Ctenostreon pectiniforme SCHLOTHEIM, 1820

Synonymie

1820 *Ostracites pectiniforme* SCHLOTHEIM - SCHLOTHEIM: 231

1853 *Lima pectiniformis* SCHLOTHEIM - MORRIS & LYCETT: Taf. 6, Fig. 9

1863 *Lima pectiniformis* SCHLOTHEIM - LYCETT: Taf. 36, Fig. 1

1863 *Lima pectiniformis* Schlotheim - Thurmann & Etallon: 19, Taf. 32, Fig. 1
1878 *Ctenostreon hector* D'Orbigny - Bayle: Taf. 124, Fig. 1, 2, 3
1880 *Lima pectiniformis* Schlotheim - Damon: Taf. 9, Fig. 11
1892 *Ctenostreon semilongatum* Etallon - Loriol: Taf. 33, Fig. 13
1904 *Ctenostreon pectiniforme* Schlotheim sp. - Riche: 14, Taf. 8, Fig. 3
1905 *Ctenostreon pectiniforme* Schlotheim sp.- Benecke: 6, Taf. 5, Fig. 7
1910 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Lissajous: Taf. 9, Fig. 10, 11
1911 *Ctenostreon georg-boehmi n. sp.* - Blaschke: Taf. 6, Fig. 6, 7
1930 *Ctenostreon salonensis nov. sp.* - Maire: Taf.1, Fig. 8-11
1932 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Arkell: 4, 147
1947 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Petrova: Taf. 16, Fig. 10, 11
1961 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Sibiriakova (in Krimgolts): Taf. 12, Fig. 17
1963 *Ctenostreon cf. pectiniforme* (Schlotheim) - Azaryan: Taf. 5, Fig. 1
1966 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Behmel & Geyer: Taf. 5, Fig. 2
1975 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Yamani: 149, Taf. 4, Fig. 10
1981 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Parnes: 74, Taf. 4, Fig. 28, 29
1985 *Ctenostreon pectiniforme* (Schlotheim) - Belenkova (in Rostovtsev): 15, Taf. 24, Fig. 3, 4
1988 *Ctenostreon pectiniformis* (Schlotheim) - Radulovic & Jovanovic: 52, Taf. 1, Fig. 1, 2

B e s c h r e i b u n g :

Die annähernd gleichseitigen und gleichklappigen Schalen sind mäßig konvex. Die Wölbung ist auf der gesamten Mediane gleich verteilt. Bei manchen Formen läßt sich ein leichter Höhepunkt etwa im ersten Viertel vom zentralen bis subzentralen Wirbel aus gesehen, erkennen. Der Apikalwinkel beträgt durchschnittlich 83.1°. Der Umriß ist oval bis rundlich-oval, wobei die Formen stets höher als lang sind. Der ventrale Schalenrand ist halbkreisförmig und durch die Berippung bedingt gefaltet. Die Schloßlinie ist gerade.

Die Ohren sind sowohl in der Größe als auch in der Form unterschiedlich. Das Hinterohr ist rechtwinklig und deutlich von der Schale abgesetzt. Es schließt sowohl mit dem Schalenrand als auch mit dem Dorsalrand einen spitzen Winkel ein. Die Höhe des Hinterohrs ist geringfügig größer als die Länge. Es ist mit senkrechten Anwachsstreifen, die teilweise zu Rippen ausgebildet sind, versehen. Die Anzahl der Rippen liegt im Bereich von vier bis zehn. Die Vorderohren beschreiben vom Dorsalrand bis zum Übergang in die Schale einen flachen Bogen und gehen fast kontinuierlich in den Schalenrand über. Auch hier sind die Höhenwerte größer als die der Länge und der Winkel mit dem Dorsalrand bzw. mit dem Schalenrand ist ein spitzer.

Die Skulptur der Außenschale ist durch radiale Rippen geprägt. Sie beginnen alle am Wirbel. Ihre Anzahl liegt zwischen 15 und 18, meist bei 16. Im Profil sind sie gerundet und von einander durch der Breite der Rippen entsprechende Zwischenräume getrennt. Sowohl auf den Rippen als auch in den Zwischenräumen sind konzentrische Anwachslinien zu erkennen. Sie liegen schuppig übereinander und bilden dadurch in regelmäßigen Abständen kleine stachelartige Höcker aus.

Die Byssuslücke ist nicht erkennbar. Wie eingangs bereits erwähnt, konnten die Merkmale an der Innenseite der Klappen, also Ligamentgrube, Muskelabdruck und Mantellinie, nicht herauspräpariert werden.

Von den 32 Exemplaren sind 26 als adulte, vier als juvenile Formen beschrieben.

Zwei Prägekernfragmente werden mit sehr großer Wahrscheinlichkeit der Gattung *Ctenostreon* zugeordnet, auf Grund ihrer schlechten Erhaltung aber nicht weiter ausgewertet.

Die 26 Exemplare (13 RK, 9 LK, 3 unbestimmbare Klappen, eine Doppelklappe) sind in Stein- und Prägekernerhaltung mit gelegentlichen Schalenresten vorhanden. Die Bankverteilung ist der Tabelle 3 zu entnehmen.

Tab. 3: Bankverteilung der adulten Exemplare

Bank	lose	2	3	4	5	6	7	Gesamt
n	6	1	1	1	8	7	2	26
%	23.1	3.8	3.8	3.8	30.9	26.9	7.7	100

Zur statistischen Auswertung sind die Meßwerte getrennt nach linken und rechten Klappen gemittelt. Zusätzlich ist die Variationsbreite der jeweils verwendeten Meßwerte angeführt (siehe Tabelle 4 und 5).

Tab. 4: Meßwerte für rechte Klappen (insgesamt 13 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	7	40.0 - 87.0	78.8
L (mm)	8	46.0 - 76.0	66.7
α (°)	13	60 - 88	81.7
HV-O (mm)	6	11.0 - 28.0	23.5
LV-O (mm)	8	5.0 - 12.0	9.8
HH-O (mm)	8	7.0 - 26.8	19.0
LH-O (mm)	8	5.0 - 22.0	15.2
Rippenanzahl	10	15 -18	16
H (%)	6	114.0 - 126.0	116.3

Tab. 5: Meßwerte für linke Klappen (insgesamt 9 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	6	48.7 - 93.0	74.0
L (mm)	4	37.0 - 70.0	52.0
α (°)	9	77 - 87	84.5
HV-O (mm)	2	22.8 - 27.0	24.9
LV-O (mm)	4	4.0 - 7.5	5.8
HH-O (mm)	5	12.5- 21.6	17.7
LH-O (mm)	5	14.0 - 21.0	18.2
Rippenanzahl	7	16 - 18	16.7
H (%)	4	113.0 - 132.0	122.75

Mit der vertikalen Verteilung läßt sich eine gewisse Veränderung im Habitus feststellen. Auf Grund dieser Entwicklungen sind die im Biburger Bioherm vorkommenden *Ctenostreon pectiniforme*-Exemplare in vier Varietäten eingeteilt:

Die erste Varietät beschränkt sich auf die stratigraphisch ältesten Schichten, also die Bänke 7 und 6. Sie beeinhaltet sechs Stück. Dabei wurden eine aus Bank 7 und vier aus Bank 6 geborgen, sowie eine Form lose aufgesammelt. Innerhalb der horizontalen Verteilung lassen sich keine bevorzugten Vorkommensbereiche feststellen.

Das prägnante Merkmal dieser Varietät ist ihre überdurchschnittliche Größe. Das Erscheinungsbild insgesamt ist zusätzlich wesentlich rundlicher. Wie aus Tabelle 6 zu entnehmen ist, liegen fast sämtliche Meßwerte über dem Durchschnitt aus den Werten aller Bivalven (Werte in Klammern).

Abbildungen der Varietät 1 sind im Anhang auf Tafel 1, Fig. 1 und Tafel 2, Abb. 1 dargestellt.

Tab. 6: Meßwerte der Varietät 1 (insgesamt 4 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	3	67.0 - 86.6	79.7 (76.4)
L (mm)	4	42.0 - 85.0	64.9 (60.4)
α (°)	4	80 - 87	84.75 (83.1)
HV-O (mm)	1	28.0	28.0 (24.5)
LV-O (mm)	1	6.0	6.0 (7.8)
HH-O (mm)	3	16.0 - 24.0	18.8 (18.4)
LH-O (mm)	3	14.0 - 22.0	16.9 (16.7)
Rippenanzahl	4	13 - 18	15.75 (16.35)
H (‰)	2	115.0 - 118.0	116.5 (119.52)

Die zweite Varietät ist sehr gegensätzlich zur ersten und beeinhaltet neun Exemplare.

Die zugehörigen Exemplare sind auf Tafel 2, Fig. 2 und 3 und Tafel 3, Fig. 1 zu sehen.

Die Klappen sind vergleichsweise schmal und wesentlich kleiner (siehe Tabelle 7). Die Stücke verteilen sich zu gleichen Teilen auf die Bänke 6 und 5 (je drei Stück). Drei wurden lose aufgesammelt. Die Exemplare verteilen sich in der Horizontalen sowohl auf den nördlichen und südlichen Bereich der Grabung, als auch innerhalb dieser Abschnitte gleichmäßig auf den stotzennahen und -fernen Bereich.

Die Höhen- und Längenangaben erscheinen etwas verfälscht, da bei der zweiten Varietät von der Mehrzahl der Stücke nicht der gesamte Umriß erhalten ist. Der Durchschnitt liegt mit Sicherheit über den in der Tabelle 7 angeführten Werten, jedoch trotzdem unter dem Mittel aller Exemplare aus Biburg.

Ab der fünften Bank erscheint zusätzlich die dritte Varietät.

Die zugehörigen Exemplare sind im Anhang auf Tafel 3, Fig. 2 und 3, Tafel 4, Fig. 2 und Tafel 5, Fig. 1 abgebildet.

Diese Varietät besitzt generell einen ovaleren Umriß als sämtliche anderen Stücke, ist aber von den Ausmaßen her nur geringfügig größer als die Varietät 2 (siehe Tabelle 8). Vier der insgesamt sechs Exemplare stammen aus Bank 5, eine aus Bank 4, sowie eine Klappe aus Bank 3. Auch hier ist die Verteilung innerhalb der Bänke regellos.

Tab. 7: Meßwerte der Varietät 2 (insgesamt 9 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	3	40.0 - 51.8	46.8 (76.4)
L (mm)	3	37.0 - 57.0	45.7 (60.4)
α (°)	8	60 - 85	78.62 (83.1)
HV-O (mm)	3	11.0 - 27.0	20.3 (24.5)
LV-O (mm)	7	4.0 - 11.4	6.4 (7.8)
HH-O (mm)	3	7.0 - 17.0	12.2 (18.4)
LH-O (mm)	3	5.0 - 14.5	11.2 (16.7)
Rippenanzahl	6	13 - 18	15.67 (16.35)
H (%)	2	119.0 - 132.0	125.5 (119.52)

Tab. 8: Meßwerte der Varietät 3 (insgesamt 6 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	5	58.0 - 81.0	73.7 (76.4)
L (mm)	5	46.0 - 70.0	61.4 (60.4)
α (°)	5	82 - 88	84.4 (83.1)
HV-O (mm)	2	23.6 - 25.5	24.6 (24.5)
LV-O (mm)	2	9.0 - 9.2	9.1 (7.8)
HH-O (mm)	4	11.8 - 19.3	16.8 (18.4)
LH-O (mm)	4	10.8 - 18.0	15.1 (16.7)
Rippenanzahl	4	16 - 18	16.5 (16.35)
H (%)	5	113.0 - 127.0	120.4 (119.52)

Größenmäßig liegt die vierte Varietät (Tabelle 9) wieder näher an der ersten als an den beiden anderen.

Abbildungen der Formen der vierten Varietät sind auf Tafel 4, Fig. 1 und Tafel 5, Fig. 2 zu sehen.

Die fünf Klappen dieser Gruppe verteilen sich, neben zwei lose aufgesammelten, mit je einem Stück auf die Bänke 2, 5 und 7. Die Klappen sind ingesamt wieder deutlich größer, keineswegs aber rundlicher im Umriß, sondern ziehen zum Hinterrand hin schräg nach außen. Davon sind in etwa die äußeren sechs Rippen betroffen.

Tab. 9: Meßwerte der Varietät 4 (insgesamt 5 Exemplare)

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
H (mm)	3	77.0 - 93.0	85.7 (76.4)
L (mm)	1	76.0	76.0 (60.4)
α (°)	5	80 - 87	83.8 (83.1)
HV-O (mm)	1	25.0	25.0 (24.5)
LV-O (mm)	2	6.0 - 12.0	9.0 (7.8)
HH-O (mm)	3	18.0 - 26.8	22.1 (18.4)
LH-O (mm)	3	15.9 - 21.0	18.0 (16.7)
Rippenanzahl	4	16 - 17	16.25 (16.35)
H (‰)	1	114.0	114.0 (119.52)

Die folgenden Diagramme zeigen das Höhen-Längen-Verhältnis (Abb. 3) sowie das Verhältnis der Höhe zum Apikalwinkel (Abb. 4) der einzelnen Varietäten.

In den Diagrammen läßt sich trotz der oftmals unvollständigen Meßwerte eine Konzentration der einzelnen Varietäten erkennen.

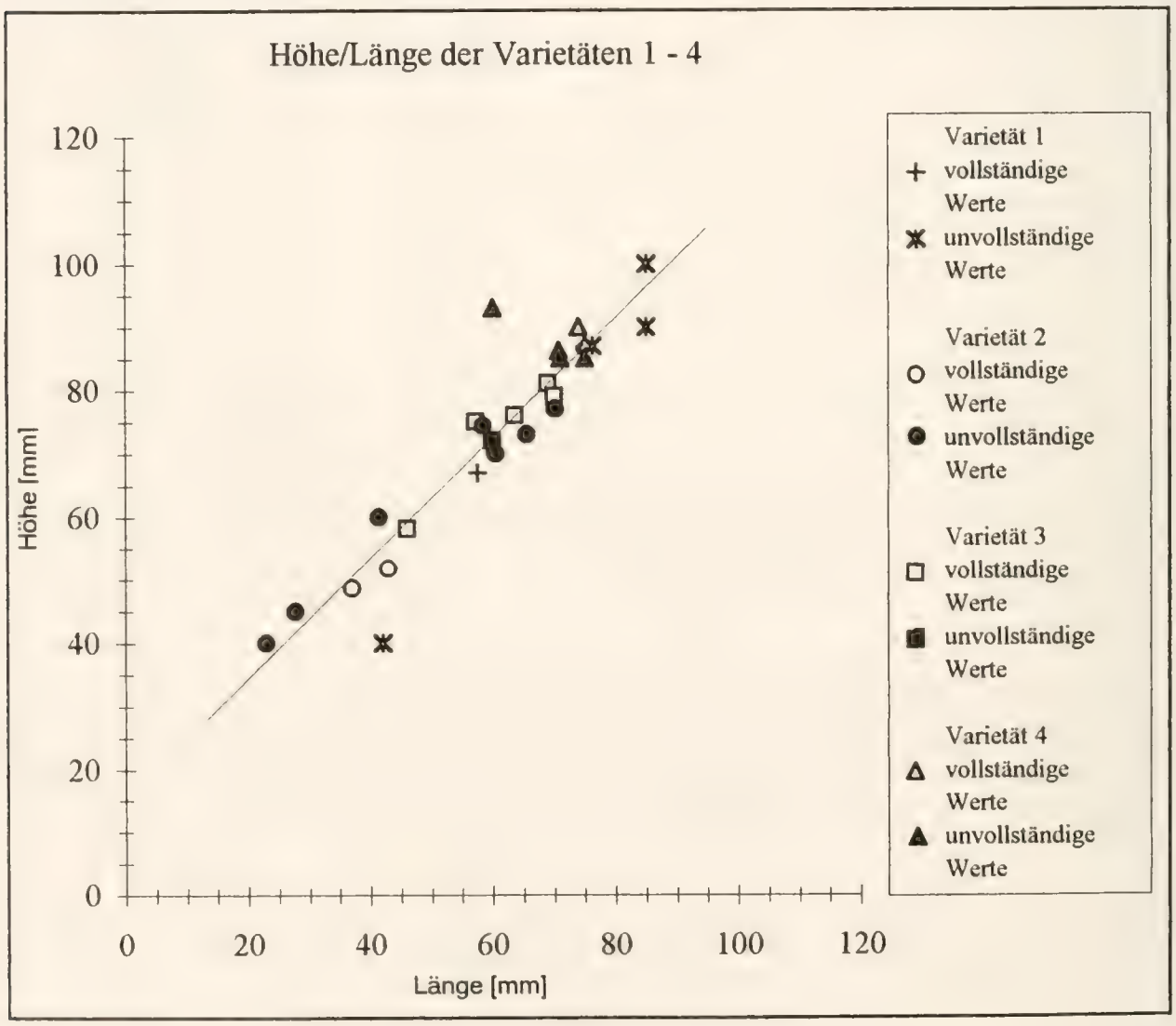


Abb. 3: Höhen-Längen-Verhältnis aller vier Varietäten

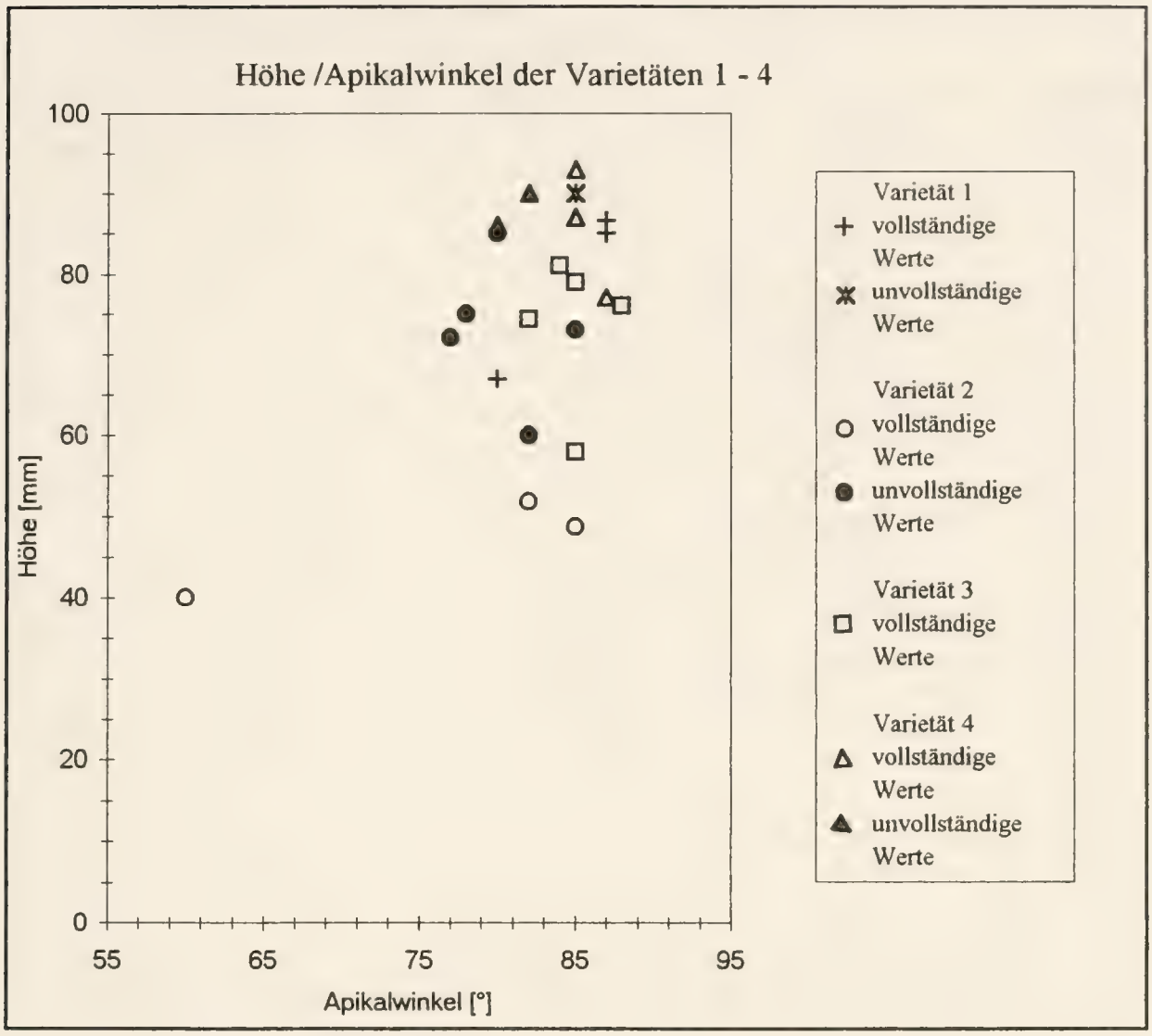


Abb. 4: Höhen-Apikalwinkel-Verhältnis aller vier Varietäten

In den Diagrammen sind die Werte, bei denen beide Parameter vollständig sind, mit unausgefüllten Symbolen gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu sind diejenigen Werte, bei denen auf Grund des fehlenden Schalenrandes nur ein Mindestmaß eines oder beider Parameter angenommen werden kann mit ausgefüllten Symbolen versehen.

Im Gegensatz zur vierten kann man bei den ersten drei Varietäten eine Abhängigkeit von dem stratigraphischen Auftreten in Betracht ziehen, wobei die Möglichkeit der Verfälschung durch Sammellücken besteht. Läßt man dies jedoch weitgehend außer acht, so ist in ihrer Ausbildung im Lauf der Zeit eine Tendenz von dicken, rundlichen großen Exemplaren zu kleineren, schmäleren zu erkennen. Dies könnte eine Anpassung an eine in Riffen übliche Veränderung des Milieus sein.

Da das Bioherm erst mit der Bank 8 einsetzt, kann man davon ausgehen, daß die Besiedelungsdichte während der Sedimentation der Bänke 7 und 6 noch nicht so groß wie im nachfolgenden Zeitraum war. Demnach war eine Einschränkung der Größenentfaltung der Formen nicht zwingend notwendig.

Bei den eingangs erwähnten vier juvenilen Stücken handelt es sich ausschließlich um linke Klappen.

Drei Exemplare wurden im südlichen (A), eine im nördlichen (B) Bereich aufgesammelt. Mit einer Ausnahme stammen alle aus dem stotzenfernen Bereich (a).

Sie verteilen sich wie folgt auf die stratigraphisch älteren Bänke (Tabelle 10):

Tab. 10: Bankverteilung der juvenilen Exemplare (insgesamt 4 Stücke)

Bank	lose	2	3	4	5	6	7	Gesamt
n	-	-	-	-	1	2	1	4
%	-	-	-	-	25	50	25	100

Der Tatsache, daß sämtliche juvenilen Stücke aus den älteren Bereichen des Kieselschwammriffes geborgen wurden, ist vermutlich sammlungsbedingt.

Durch die Anzahl der Wachstumseinschnitte lassen sich die vier Exemplare in zwei Gruppen einteilen: Eines besitzt zwei Wachstumseinschnitte, drei jeweils einen.

Zur Anschauung ist im Anhang auf Tafel 6 jeweils ein Exemplar mit einem Wachstumseinschnitt (Fig. 1) und mit zwei Wachstumseinschnitten (Fig. 2) abgebildet.

Die juvenilen Exemplare besitzen eine flach konvexe Schale. Der Umriß ist rundlich bis ovalrundlich mit einem zentralen Wirbel. Die Rippenanzahl variiert von zehn bis 14. Die Rippenbreite entspricht in etwa der Breite der Zwischenräume. Im Querschnitt sind die Rippen abgerundet und zum Teil mit leichten Knoten besetzt. Hin und wieder lassen sich schuppige Anwachsstreifen erkennen. Das Hinterohr ist rechtwinklig und teilweise mit Längsrippen versehen, während das Vorderohr einen kontinuierlichen Bogen vom Dorsalrand zum Schalenrand hin bildet.

Damit entsprechen die juvenilen Formen in ihrer Beschreibung den adulten *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM).

Tab. 11: Meßwerte der juvenilen Stücke mit einem Wachstumseinschnitt (insgesamt 3 Exemplare) An den jeweiligen Mittelwert sind die Werte für das Exemplar mit zwei Wachstumseinschnitten in Klammern angefügt. Sie liegen fast ausnahmslos über den durchschnittlichen Werten.

Merkmal	Anzahl n	Variationsbreite Vb	Mittelwert m
WE (mm)	3	2.9/3.5/4.4	3.6 (3.4 bzw. 7.8)
H (mm)	3	6.1 - 12.3	4.94 (13.8)
L (mm)	3	5.7 - 8.0	6.5 (10,5)
α (°)	3	64 - 70	68 (62)
HV-O (mm)	3	3.2 - 4.3	3.77 (5.4)
LV-O (mm)	3	0.3 - 1.1	0.57 (1.1)
HH-O (mm)	3	2.2 - 2.6	2.43 (5.8)
LH-O (mm)	3	1.4 - 1.8	1.67 (2.3)
Rippenanzahl	3	10 - 14	12.3 (13)
H (%)	3	110 - 154	131 (131)

Die juvenilen Exemplare zeigen insgesamt nur eine geringe Variationsbreite im Höhen-Längen-Verhältnis (Abb. 5).

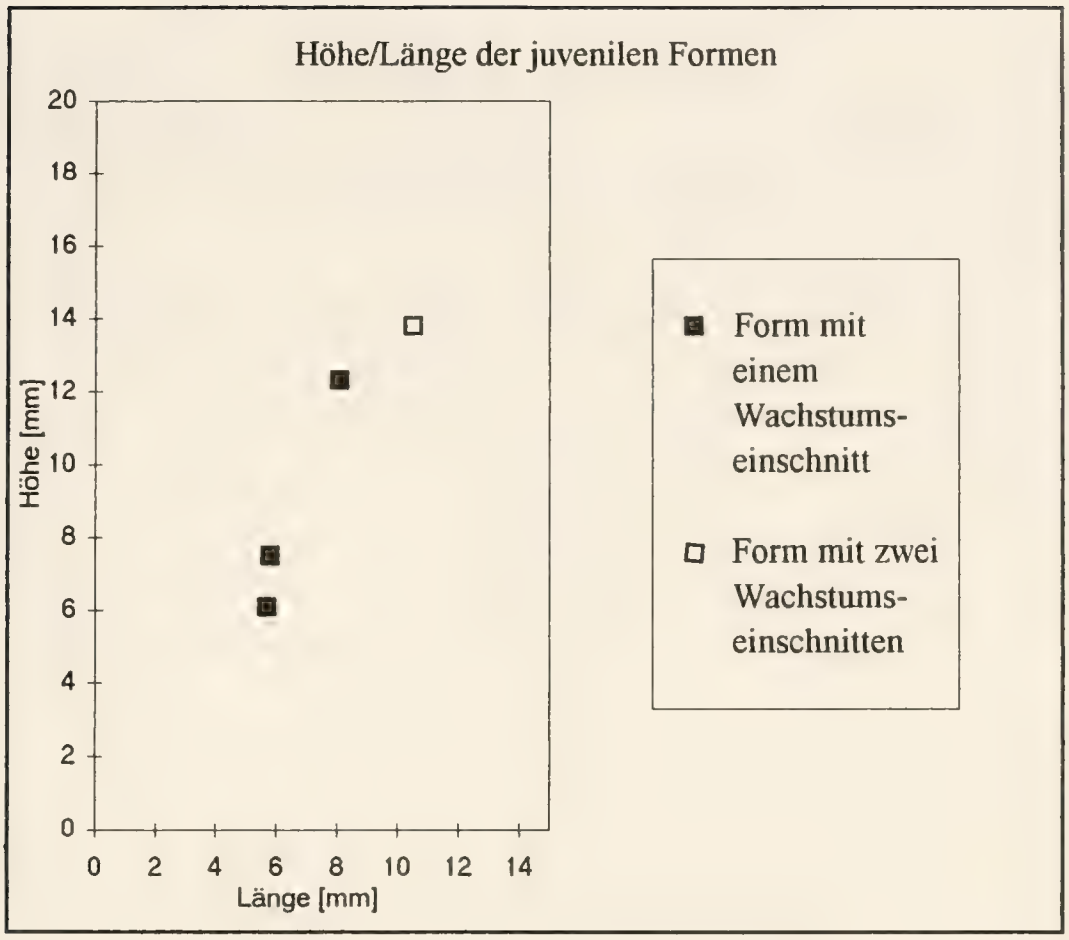


Abb. 5: Höhen-Längen-Verhältnis der juvenilen Exemplare

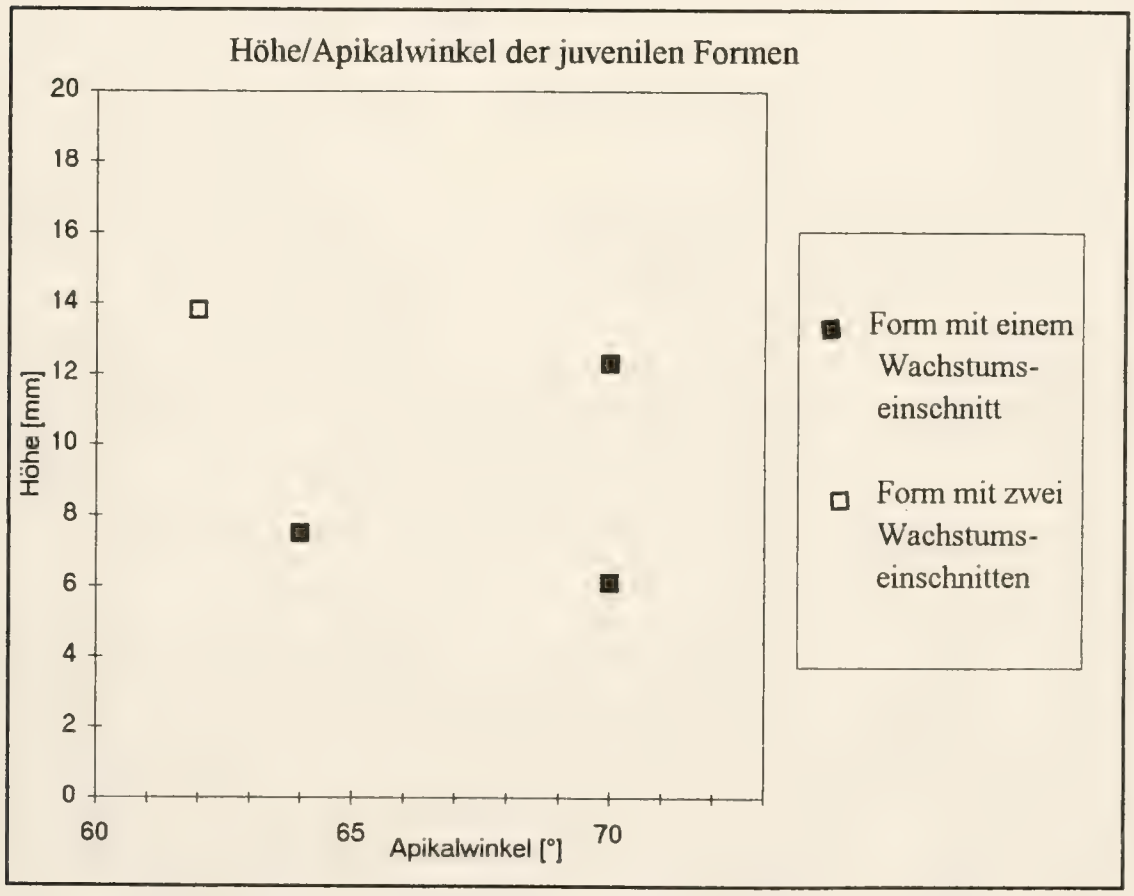


Abb. 6: Höhen-Apikalwinkel-Verhältnis der juvenilen Exemplare

Bemerkungen und Vergleiche:

Bei *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) handelt es sich um eine Form, die seit ihrer erstmaligen Erwähnung von SCHLOTHEIM 1820 als „*Ostracites pectiniforme* SCHLOTHEIM" immer wieder sowohl für taxonomische als auch stratigraphische Verwirrung sorgte. Insbesondere die Beziehung zu *Ctenostreon proboscideum* wurde von verschiedenen Autoren unterschiedlich interpretiert.

SCHLOTHEIM beschrieb *Ostracites pectiniforme* SCHLOTHEIM als „gleichklappige, pectinitenartige, mäßig gewölbte" Form, deren Rippen sich einerseits „nach verschiedenen Richtungen biegen" und daher „unförmlich" wirken und andererseits durch Wachstumslamellen ein schuppiges Aussehen erhalten, bzw. mit Knoten oder Dornen besetzt sind. „Ohrenähnliche Fortsätze" existieren zu beiden Seiten des Wirbels.

SOWERBY beschrieb 1821 eine ähnliche Form von Weymouth/England und nannte sie „*Lima proboscideum* SOWERBY". Seiner Beschreibung nach besitzt sie zwölf breite, glatte Rippen mit hohlen Fortsätzen, deren Breite die der Rippen übertrifft. Die mäßig gewölbte Form besitzt kleine Ohren und hat eine größere Länge als Höhe.

MORRIS & LYCETT (1853) verwendeten die Bezeichnung „*Lima pectiniforme* SCHLOTHEIM" als übergeordnete Gruppe diverser jurassischer Limae.

In der Folgezeit kristallisierten sich zwei Unterscheidungsweisen verschiedener Autoren heraus:

Zum einen wurden die beiden Arten *Ctenostreon pectiniforme* SCHLOTHEIM und *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) auf Grund ihres stratigraphischen Auftretens getrennt. Diese Ansicht vertraten u.a. LORIOL (1892), RICHE (1904) und DECHASEAUX (1936). Innerhalb dieser Auffassung traten Widersprüchlichkeiten auf: Während RICHE (1904) und LORIOL (1892) *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) auf den oberen Jura und *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) auf das Bathonium und Bajocium begrenzen, schränkt DECHASEAUX (1936) die stratigraphische Verbreitung von *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) auf das Toarcium bis Bajocium, die von *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) auf das Callovium und Oxfordium ein.

Andere Autoren führen als Unterscheidungskriterien morphologische Merkmale an.

So bemerkt COUFFON (1880) zwar die nahe Verwandtschaft von *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) zu *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY), hält aber die Anzahl der Rippen und ihren Abstand im Vergleich zu den Zwischenräumen ausschlaggebend für eine Trennung der beiden Arten. Diese Meinung vertritt auch COSSMANN (1907). *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) besitzt seiner Auffassung nach zwölf bis 13 Rippen.

Dies entspricht der Definition von ARKELL (1932). Während dieser für *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) eine Rippenzahl von zwölf und einen hochovalen Umriß für maßgebend hält, besitzt *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) einen runden Umriß und elf bis 14 Rippen. Das von ihm beschriebene Exemplar besitzt sogar 15 Rippen. Er trennt diese beiden Arten auch definitiv von einer dritten nah verwandten mit neun Rippen: *Ctenostreon rugosum* (SMITH).

Diesen Namen schlägt COX (1935) vor, sofern beide Arten unter einem Namen zusammengefaßt werden sollten, da SMITH (1817) als erster eine Form unter der Bezeichnung „*Ostrea rugosum* SMITH" beschrieben hat. Ansonsten vertritt auch COX die Ansicht, die Rippenanzahl als Unterscheidungsmerkmal heranzuziehen. Für ihn besitzt *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) ebenfalls durchschnittlich zwölf Rippen, *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) jedoch im Gegensatz zu ARKELL nur zehn. Interessanterweise führt er allerdings noch eine Differenzierung der in Deutschland beschriebenen *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) zu denen aus England an: Für erstere gelten zehn Rippen als ausschlaggebende Anzahl, die Formen in England variieren mit einer Rippenanzahl von acht bis 17.

Die Rippenanzahl der von den diversen Autoren beschriebenen *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) liegt in einem Bereich von zehn bis 15.

Auch die aus Laisacker, somit also aus der Nähe von Biburg stammenden, von YAMANI (1975) beschriebenen Formen besitzen zwölf bis 15 Rippen. Er erwähnt in seiner Arbeit Formen aus der näheren Umgebung (Ursheim, Dogger δ), die nur mit zehn Rippen beschrieben wurden. Auf Grund der Tatsache der großen Variationsbreite in der Rippenanzahl in einem geographisch und stratigraphisch eng begrenzten Raum hält YAMANI eine Trennung von *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) und *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) nicht für sinnvoll, sondern spricht sich für eine Zusammenfassung beider Arten unter dem Namen *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) aus.

Nach einem Vergleich der in der Literatur beschriebenen *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) und *Ctenostreon proboscideum* (SOWERBY) wurden die in Biburg vorkommenden *Ctenostreon* auf Grund der Rippenanzahl und dem gesamten Erscheinungsbild der ersten Art zugeordnet. Die hier beschriebenen Formen aus dem Oberoxford der südlichen Frankenalb liegen mit ihrer Rippenanzahl von 13-18 über den Durchschnittswerten. Die meisten Formen von *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) aus Biburg besitzen 16 Rippen.

Stratigraphische und geographische Verbreitung:

Tab. 12: Geographische und stratigraphische Verbreitung von *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM)

Stratigraphische und geographische Verbreitung von *Ctenostreon pectiniforme* SCHLOTHEIM

	190										135 Mio. Jahre
	JURA										
	Lias				Dogger				Malm		
	Hettangium	Sinemurium	Pliensbachium	Toarcium	Aalenium	Bajocium	Bathonium	Callovium	Oxfordium	Kimmeridgium	Tithonium
S-Deutschland						x	x		x	x	x
NW-Deutschland							x	x	x	x	x
Großbritannien							x		x		
Frankreich				x	x	x	x	x	x	x	x
Spanien			x								
Luxemburg							x				
Schweiz									x		
Polen									x		
Österreich						x	x				
Ungarn								x			
Serbien						x	x	x			
Transkaukasien						x					
Turkmenistan					x	x	x	x			
Israel						x					
Iran				x					x		
Indien							x				

Die geographische Verbreitung der im gesamten Jura vorkommenden *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM) reicht von Mitteleuropa (Süddeutschland, NW-Deutschland, Österreich, Ungarn, Schweiz, Luxemburg, Frankreich, Großbritannien) über Südeuropa (ehemaliges Jugoslawien) bis in den Nahen Osten (Israel, Iran). Desweiteren wurden Funde in Transkaukasien, Turkmenistan und Armenien beschrieben (Tab. 12).

Literaturverzeichnis

ARKELL, W.J. (1932): A monograph of British Corallian Lamellibranchia. - Palaeontogr. Soc. **4**:133-180, Abb. 20-48, Taf. 13-20; London.

AZARYAN, N.R. (1963): Stratigraphy and fauna of the Jurassic deposits of the Alaverdi ore region in the Armenian SSR (in russ.). - Inst. Geol. Akad. Nauk Armensk. SSR: 255 S., 48 Abb., 3 Taf.; Erevan.

BAYLE, E. (1878): Explication de la carte géologique de la France, Atlas. Première partie. Fossiles principaux des terrains **4**: 158 Taf.; Paris.

BEHMEL, H. & GEYER, O.F. (1966): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Juras von Ostspanien. III. Stratigraphie und Fossilführung im Unterjura von Albarracin (Provinz Teruel). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **124** (1): 1-52, 4 Abb., 6 Tab., 2 Beil., Taf. 1-6; Stuttgart.

BELENKOVA, V.S. (1985): Bivalvia. - In: ROSTOVTSEV, K.D. (ed.), The Jurassic deposits of the southern part of the Transcaucasus. - Trudy Meshved. Strat. Kom. SSSR **15**: 188 S., 24 Abb., 46 Taf.; Leningrad.

BENECKE, E.W. (1905): Die Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lothringen und Luxemburg. - Abh. geol. Spec.-Kt., Elsaß-Lothringen, N.F. **6**: 598 S., 59 Taf.; Straßburg.

BLASCHKE, E. (1911): Zur Tithonfauna von Stramberg in Mähren. - Ann. k. k. naturhist. Mus. Wien **25** (1/2): 143-222, 6 Taf.; Wien.

CARTER, J.G. (1991): Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia (Bivalvia, Mollusca). - In: CARTER, J.G. (ed.) (1991): Skeletal Biomineralization. Patterns, processes and evolutionary trends, 135-296, 60 Abb., 9 charts; New York (Van Nostrand Reinhold).

COSSMANN, M. (1907): Troisième note sur le Bathonien de Saint-Gaultier (Indre). - Bull. Soc. géol. France, 4^{e} sér., **7**: 225-253, 4 Abb., Taf. 7-8; Paris.

COX, L.R. (1952): The jurassic lamellibranch fauna of Cutch (Kachh), Nr. 3, Families Pectinidae, Plicatulidae, Limidae, Ostreidae and Trigonidae (Supplement). - Mem. geol. Surv. India (Palaeontologia Indica), Ser. 9, **3** (4): 128 S., 12 Taf.; Calcutta, Delhi, London.

DAMON, R. (1880): A supplement to the geology of Weymouth and the Isle of Portland. - 2nd ed., 18 Taf.; London (Edward Stanford).

DECHASEAUX, C. (1936): Limidés jurassiques de l´est du Bassin de Paris. - Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., 2ème sér., fasc. 8, 58 S., 11 Abb., 3 Taf.; Bruxelles.

FÖRSTER, R. & SCHAIRER, G. (1987): Faunen- und Faziesanalyse des oberjurassischen Algen-Schwamm-Bioherms von Biburg, Frankenalb. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **15**: 14-32, 2 Taf., 3 Abb.; München.

GÜMBEL, C.W.v. (1891): Geognostische Beschreibung der Fränkischen Alb.: 734 S., 1 geol. Karte; Kassel (Verlag Theodor Fischer).

HURST, U. (1992): Die Bivalvenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb), Pteriomorphia III. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **32**: 69-86, 4 Taf., 2 Tab., 10 Abb.; München.

LISSAJOUS, M. (1910): Jurassique Maconnais. - 496 S., 19 Taf., Macon (Protat).

LORIOL, P. de (1892): Études sur les mollusques des Couches coralligènes inférieures du Jura Bernois. 4ème partie. - Mém. Soc. Paléont. Suisse **19**: 259-419, Taf. 28-37; Genève.

LYCETT, J. (1863): Supplementary monograph on the Mollusca from the Stonesfield Slate, Great Oolite, Forest Marble and Cornbrash. - Monogr. Palaeontogr. Soc.: 129 S., Taf. 31-45; London.

MAIRE, V. (1930): Études géologiques et paléontologiques sur l´arrondissement de Gray. Supplément à la faune du Rauracien inférieur de la région de Champlitte suivi de celle de Chassigny (Hte-Marne), de Charcenne et de Marnay (Hte-Saône). - Bull. Soc. Grayloise Emul., 1-42, Taf. 1; Gray.

MORRIS, J. & LYCETT, J. (1853): A monograph of the Mollusca from the Great Oolithe, chiefly from Minchinhampton and the coast of Yorkshire. Part II, Bivalves. - 148 S., 15 Taf.; London.

Parnes, A. (1980): Lower Jurassic (Liassic) invertebrates from the Makhtesh Ramon (Negev, Southern Israel). - Israel J. Earth Sci., **29** (1-2): 107-113, 1 fig., 2 pls.; Jerusalem.

Petrova, G.T. (1947): Class Lamellibranchiata. - In: Krimgolz, G. (ed.), Atlas of the guide forms of the fossil faunas of the USSR, VIII. Th e Lower and Middle Jurassic (in russ.): 102-141, Abb. 8, Taf. 8-20; Moskau, Leningrad.

Quenstedt, F.A. (1857): Der Jura. - 842 S., 42 Abb., 100 Taf., 3 Profiltaf.; Tübingen.

Radulovic, V. & Jovancovic, G.: (1988): New data about Middle Jurassic bivalvian fauna from Douji Milanovac district, Eastern Serbia. - Ann. Géol. Péninsule Balkan. **52**: 381-398, 5 Taf.; Beograd.

Riche, A. (1904): Étude stratigraphique et paléontologique sur la zone à *Lioceras concavum* du Mont d´Or Lyonnais - Ann. Univ. Lyon, n. s., I., Sci., Méd. **14**: 221 S., Taf. A-C, 1-8; Lyon.

Schairer, G. & Yamani, S.-A. (1982): Die Schwammkalke von Biburg bei Weißenburg/ Bayern (Oberoxford, südliche Frankenalb). Allgemeine Übersicht. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **22**: 9-17, 5 Abb.; München.

Schlotheim, E.F. (1820): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkt durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. - **1**, LXII + 437 S., 15 Taf.; Gotha.

Sibiriakova, L.V. (1961): Eine mitteljurassische Molluskenfauna der großen Balchan und ihre stratigraphische Deutung (in russ.). - Trudy VSEGEI, n. s., **47**: 233 S., 2 Abb., 29 Taf.; Leningrad.

Smith, W. (1817): No. 3 Strata identified by organized fossils. - 5 Taf.; London

Sowerby, J. (1821): The mineral conchology of Great Britain. Vol. III. - 194 S., Taf. 204-306; London.

Thurmann, J. & Etallon, A. (1863): Lethaea Bruntrutana ou Études paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura Bernois et en particulier les environs de Porrentruy. - Mém. Soc. Helv. Sci. Nat. **19**: 147-354, Taf. 14-49; Zürich.

Yamani, S.-A. (1975): Die Bivalven-Fauna der Korallenkalke von Laisacker bei Neuburg a.d. Donau, unteres Tithonium, Bayern. - Palaeontographica, A, **149**: 31-118, 43 Abb., 5 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

Tafelerläuterungen

Tafel 1:

Fig. 1: Varietät 1, linke Klappe, Bank 7

Tafel 2:

Fig. 1: Varietät 1, rechte Klappe, Bank 6
Fig. 2: Varietät 2, linke Klappe, Bank 6
Fig. 3: Varietät 2, linke Klappe, Bank 6

Tafel 3:

Fig.1: Varität 2, rechte Klappe, Bank 6
Fig. 2: Varietät 3, linke Klappe, Bank 5
Fig. 3: Varietät 3, linke Klappe, Bank 5

Tafel 4:

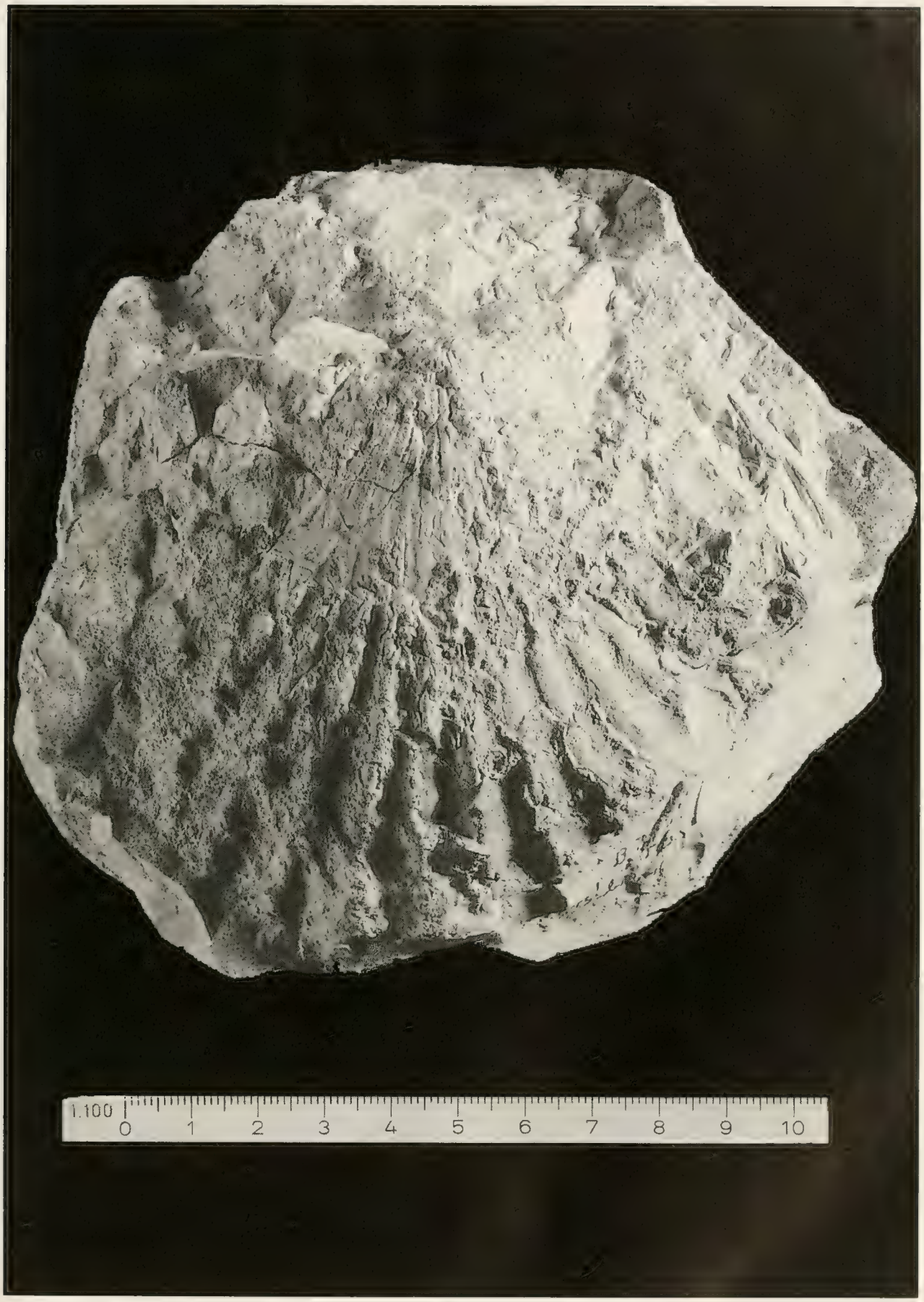
Fig. 1: Varietät 4, linke Klappe, Bank 5
Fig. 2: Varietät 3, rechte Klappe, Bank 4

Tafel 5:

Fig. 1: Varietät 3, rechte Klappe, Bank 5
Fig. 2: Varietät 4, rechte Klappe, Bank 7

Tafel 6:

Fig. 1: juveniles Exemplar mit einem Wachstumseinschnitt, rechte Klappe, Bank 7, Vergrößerung 18 x
Fig. 2: juveniles Exemplar mit zwei Wachstumseinschnitten, rechte Klappe, Bank 6, Vergrößerung 14.4 x


1.100
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

FISCHER, P.: Bivalvenfauna **Tafel 2**

1
2
3
1.100
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

FISCHER, P.: Bivalvenfauna

Tafel 4

1
2
1:100
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

FISCHER, P.: Bivalvenfauna

Tafel 6

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	63–96	München, 15. 12. 1998

Gastropoden aus dem oberen Pliensbachium (Lias δ_2, Zone des *Pleuroceras spinatum*) von Kalchreuth östlich Erlangen (Mittelfranken)

Von J. Gründel* und A. Nützel**

mit 7 Tafeln

Zusammenfassung

Aus dem oberen Pliensbachium von Kalchreuth in Franken werden 26 Arten beschrieben. Neu sind die Gattungen *Kalchreuthia* und *Levipleura* sowie die Arten *Neodonaldina sinuata, Actaeonina obliquata, A. domeria, A. rara* und *Ovactaeonina kalchreuthensis*. Die Gesamtzahl der in Kalchreuth nachgewiesenen Arten erhöht sich von 10 auf 26. Die älteste bisher bekannte Larvalschale einer Procerithiidae (*Rhynchocerithium? kochi*) zeigt bisher unbekannte Details. Eine Larvalschale mit kollabralen Axialrippen, die vermutlich einer Art der Ptenoglossa angehört, stellt den ersten bekannten liassischen Protoconch dieser Gruppe dar. Bisher waren solche Larvalschalen lediglich aus der oberen Trias, aus dem Dogger und aus der Kreide bekannt. Nach der Individuenzahl überwiegen in der Fauna die Caenogastropoden, nach der Artenzahl jedoch die Heterostropha (und hier besonders die Opisthobranchia).

Abstract

26 gastropod species are recorded from the Upper Pliensbachian of Kalchreuth in Franconia (Southern Germany), of which the following are new: *Neodonaldina sinuata, Actaeonina obliquata, A. domeria, A. rara, Ovactaeonina kalchreuthensis*. Two new genera are introduced: *Kalchreuthia* and *Levipleura*. The total number of species which are reported from Kalchreuth rises from 10 to 26. The oldest known larval shell of a procerithiid (*Rhynchocerithium? kochi*) shows morphological details which have been unknown before. A larval shell with collabral ribs probably belongs to a species of the order Ptenoglossa. Up to now such larval shells have been known from Upper Triassic, Middle Jurassic and Cretaceous deposits but not from Liassic strata. Concerning the number of individuals, the fauna is dominated by caenogastropods. However, the Heterostropha, especially the Opisthobranchia, display the highest species diversity.

* Dr. habil. Joachim Gründel, Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin, Malteserstraße 74-100, D-12249 Berlin

** Dr. Alexander Nützel, Institut für Paläontologie der Universität Erlangen, Löwenichstraße 28, D-91054 Erlangen

1. Einleitung

Nützel & Kiessling (1997) beschrieben eine Gastropodenfauna aus dem Amaltheenton von Kalchreuth bei Nürnberg (Franken) und werteten sie quantitativ aus. Gastropoden sind in den oberen Schichten dieser Tongrube das arten- und individuenreichste Faunenelement. In der Zwischenzeit haben die Verfasser weitere Aufsammlungen getätigt. Außerdem stellten die Sammler K. Weiss (Lauf a.d. Pegnitz), A. Winkler (Michelau) sowie cand. geol. G. Barthelmess (Nürnberg) ihr an diesem Fundort gesammeltes Material für eine Bearbeitung zur Verfügung. Ihnen sei für ihr Entgegenkommen herzlichst gedankt. Das vorliegende Material konnte so erheblich erweitert werden und lieferte eine Reihe 1997 noch nicht bekannter Arten. Ferner wurden von einigen schon beschriebenen Arten gut erhaltene Stücke gefunden, die bislang unbekannte morphologische Details zeigen. Diese Erweiterung der Kenntnisse rechtfertigt eine erneute Beschäftigung mit der Gastropodenfauna von Kalchreuth. Die neuen Daten erweitern die Kenntnis der stratigraphischen Reichweite und des morphologischen Inventars bestimmter Gastropodengruppen. Lage, Alter und Fazies der Tongrube wurden von Nützel & Kiessling beschrieben. Die dunklen, marinen, tonigen Sedimente werden in das obere Pliensbachium (spinatum-Zone, apyrenum-Subzone) gestellt. Es handelt sich um ein typisches dysaerobes Weichbodenmilieu. Die Typusexemplare, die Abbildungsoriginale sowie die Paratypen der neuen Arten und weiteres Belegmaterial werden in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie (BSP 1998 II 1-94) München hinterlegt.

2. Taxonomische Beschreibung

Unterklasse Archaeogastropoda Thiele 1925

Ordnung Vetigastropoda Sławini-Pławén 1980
Überfamilie Pleurotomarioidea Swainson 1840
Familie Pleurotomariidae Swainson 1840

Gattung *Pleurotomaria* Defrance 1826

Pleurotomaria amalthei Quenstedt 1858
Taf. 1, Fig. 1-2

*1858 *Pleurotomaria amalthei* - Quenstedt, S. 191, Taf. 23, Fig. 31-33
1907 *Pleurotomaria amalthei* Quenstedt - Sieberer, S. 17, Taf. 2, Fig. 1
1936 *Pleurotomaria amalthei* Qu. - Kuhn, S. 273, Taf. 8, Fig. 13

M a t e r i a l : 1 Exemplar und dessen Abguß, Sammlung Barthelmess.

B e s c h r e i b u n g : Die Schale ist von trochiformer Gestalt. Sie umfaßt 5 Windungen, wobei der Apex fehlt. Das Stück ist 53 mm hoch und ebenso breit. Die Windungen sind deutlich konvex und grenzen in tiefen Suturen aneinander. Die größte Breite erreichen die Windungen etwas submedian. In dieser Zone sind sie fast kantig zur Basis abgesetzt. Das Schlitzband liegt in medianer bis leicht supramedianer Position. Es ist schmal und leicht erhoben. Zwischen Schlitzband und abapikaler „Kante" sind die Windungen ziemlich steil. Oberhalb des Schlitzes sind sie abgeflacht, so daß die Windungen treppenartig abgesetzt wirken. Die Windungen sind mit zahlreichen feinen Spiralen skulptiert. Ferner tragen die Windungen wellenartige Axialrippen, die am Schlitz und in dessen Umgebung unterbrochen sind. Am kräftigsten sind die

Rippen an der Pseudokante. Sie verlieren sich auf den späten Teleoconchwindungen; dies ist vor allem oberhalb des Schlitzes der Fall. Die Rippen erstrecken sich nicht auf die Basis. Die Basis ist konvex, im Anschluß an die Pseudokante jedoch etwas eingedrückt. Sie ist genabelt und mit zahlreichen feinen Striae bedeckt. Die Anwachslinien sind teilweise recht kräftig und biegen zum Schlitz nach hinten um.

Bemerkungen: KUHN (1936) führte 6 Arten relativ großwüchsiger Pleurotomarien aus dem Amaltheenton an. Von diesen kommt *P. amalthei* dem vorliegenden Stück am nächsten. Es stimmt gut mit den Abbildungen bei QUENSTEDT (1858) und SIEBERER (1907) überein.

Familie Raphistomatidae KOKEN 1896

Gattung *Sisenna* KOKEN 1896

Sisenna canalis (v. MÜNSTER 1844)
Taf. 1, Fig. 3-5

*1844	*Turbo canalis* MÜNSTER - v. MÜNSTER in GOLDFUSS, S. 89, Taf. 193, Fig. 12a-b
1858	*Turbo canalis* - QUENSTEDT, S. 155, Taf. 19, Fig. 32-33
1876	*Pleurotomaria helicinoides* RÖMER sp. - TATE & BLAKE, S. 338, Taf. 10, Fig. 7
1884	*Turbo canalis* - QUENSTEDT, S. 427, Taf. 201, Fig. 113-114
1889	*Pleurotomaria (Turbo) canalis,* MÜNSTER, 1848 - WILSON in WILSON & CRICK, S. 304, Taf. 9, Fig. 14
1909	*Sisenna canalis* MÜNSTER sp. - BRÖSAMLEN, S. 200, Taf. 17, Fig. 2a-c
1936	*Sisenna canalis* MÜNST. - KUHN, S. 281, Taf. 8, Fig. 8a-b

Material: 5 Exemplare; Kalchreuth, Knollenlage im obersten Bereich der Grube (Sammlung WEISS und Material WEISS, BSP 1998 II 1-2).

Beschreibung: Ein Gehäuse mit reichlich 4 Windungen (einschließlich dem Protoconch) ist 3,8 mm hoch und 4,2 mm breit. Der Protoconch ist vom Archaeogastropoda-Typ und besteht aus ca. 1 glatten und gerundeten Windung mit einem Durchmesser von etwa 0,26 mm. Die Grenze zum Teleoconch ist durch eine schwache Naht kenntlich. Vom Gehäuse sind reichlich 4 Teleoconch-Windungen erhalten. Es ist gedrungen, meist etwas breiter als hoch (Höhe 5,2 mm; Breite 5,1 mm). Die letzte Windung umfaßt mehr als die Hälfte der Gesamthöhe. Die relativ niedrige Spira hat einen großen Öffnungswinkel.

Die 1. Teleoconchwindung ist gerundet. Bereits auf ihr wird eine Kante angelegt, die anfangs nahe der adapikalen Naht liegt. Die Kante wird verstärkt und rückt zunehmend von der Naht ab. Der Bereich zwischen beiden ist etwas abgeschrägt, fast horizontal. Der Windungsteil zwischen Kante und abapikaler Naht steht fast senkrecht und ist etwas konvex. Der seitliche Windungsumriß ist dadurch deutlich stufenartig gekantet.

Im Verlauf der 3. Teleoconchwindung erscheint direkt unter der adapikalen Naht eine weitere Kante. Sie entfernt sich schnell von der Naht; der Bereich zwischen beiden ist hohlkehlenartig eingetieft. Nach der 3. Teleoconchwindung wird direkt abapikal von der Kante eine Spirale gebildet. Beide bilden ein Band mit 2 Spiralen. Bei schlechter Erhaltung wird dieses Detail zu einer gerundeten Kante verwischt. Der Bereich zwischen diesen beiden Spiralen und der zuerst gebildeten Kante ist konkav eingetieft. Die primäre Kante wird zu einem deutlichen Kiel verstärkt. Ebenfalls noch auf der 3. Teleoconchwindung wird beidseitig vom Kiel je eine schwache Spirale angelegt. Es folgt abapikalwärts ein breites, unskulpturiertes Band, das von der Grenzspirale abgeschlossen wird. Dieser Bereich steht fast senkrecht und ist

im Umriß gerade bis schwach konkav. Er ist manchmal etwas nach außen geneigt, wodurch die größte Breite abapikalwärts verlagert wird und geht gerundet in die Basis über.

Die Basis ist nur schwach konvex und hat einen deutlichen, tiefen Nabel. Sie ist dicht mit Spiralen in etwa gleichen Abständen bedeckt, deren Stärke zum Basiszentrum nur wenig abnimmt. Manchmal sind schwache Spiralen zwischengeschaltet. Die im äußeren Basisbereich gelegenen 3-4 Spiralen sind etwas kräftiger. Insgesamt sind ca. 15 Spiralen ausgebildet. Die Anwachslinien verlaufen zwischen apikaler Naht und der Kante mit den beiden Spiralen opisthoclin, zwischen dieser Kante und der den Kiel auf der apikalen Seite begleitenden Spirale stark prosoclin (wobei ihre Rückwärtsbiegung abapikalwärts zunimmt). Im Bereich zwischen den beiden den Kiel begleitenden Spiralen bilden die Anwachsslinien einen stark opisthocyrten Bogen (=Schlitzband), auf dem folgenden skulpturfreien Bereich verlaufen sie flach prosocyrt und auf der Basis deutlich prosoclin. Mündung stets beschädigt, rundlich.

B e m e r k u n g e n : Mit der vorliegenden Art sicher zu identifizieren sind die Abbildungen bei Goldfuss und Brösamlen. Die anderen Zitate sind entweder für einen näheren Vergleich nicht geeignet (kurze Beschreibungen, schlechte Abbildungen) oder erwähnen Merkmale (z. B. Höckerung der apikalen Kante, Spiralen etwa gleichmäßig über die gesamte Windungsfläche verteilt), die am vorliegenden Material nicht auftreten.

Familie Eotomariidae Wenz 1938

Gattung *Ptychomphalus* Agassiz 1839

Ptychomphalus expansus (Sowerby 1821)?
Taf. 1, Fig. 6-9

1997 *Ptychomphalus expansus* (J. Sowerby 1821) - Fischer & Weber, S. 160; Taf. 26, Fig. 1-3 (hier weitere Angaben zur Synonymie).

M a t e r i a l : 13 Exemplare; Knollenlage im obersten Bereich der Grube (Sammlung Weiss und Material Weiss sowie eigenes Material, BSP 1998 II 3-4).

B e s c h r e i b u n g : Das größte vorliegende Exemplar ist 19 mm breit und 12 mm hoch bei ca. 5,5 Teleoconch-Windungen. Protoconch vom Archaeogastropoda-Typ: glatt, aus einer knappen Windung bestehend, mit einem Durchmesser von ca. 0,35 mm. Die Grenze zu den Windungen des Teleoconchs ist scharf.

Windungen des Teleoconchs sind sehr breit im Verhältnis zur Höhe. Die beiden ersten Windungen sind gerundet, apikal mit einer breiten schrägen Abdachung und einem stärker konvexen abapikalen Bereich. Das Schlitzband liegt etwas oberhalb der abapikalen Naht. Die Skulptur besteht aus schmalen Spiralfurchen, getrennt durch deutlich breitere Zwischenräume. Sie setzt bereits auf der 1. Teleoconchwindung ein und bedeckt zumindest ab der 2. den ganzen sichtbaren Schalenbereich.

Auf der 3. Teleoconchwindung entsteht als obere Begrenzung des Schlitzbandes eine Kante. Adapikal von der Kante ist der Bereich bis zur adapikalen Naht stark abgeschrägt. Der Seitenumriß ist direkt oberhalb der Kante konkav, wird dann konvex, um direkt unterhalb der adapikalen Naht wieder abzuflachen. Der schmale Bereich von der Kante bis zur abapikalen Naht ist anfangs kaum konvex und steht nahezu senkrecht. Er entspricht dem Schlitzband, wird abapikal von der Grenzspirale begrenzt, im Verlauf der weiteren Entwicklung etwas schräg gestellt (zum Apex konvergierend) und merklich konkav. Die Spiralfurchen auf den Windungen sind ziemlich zahlreich. Ende der 4. Teleoconchwindung sind es von der adapikalen

Naht bis zum Schlitzband mehr als 20, weitere 5-6 folgen auf dem Schlitzband. Auch die Basis ist erst eng-, dann weitständiger mit Spiralfurchen bedeckt.

Die größte Breite liegt an der unteren Begrenzung des Schlitzbandes oder etwas darunter. Die Basis ist konvex, ziemlich hoch (Seitenansicht) und mit einem recht großen und tiefen Nabel. Ein Band callöser Ablagerungen umrundet den Nabel. Die Anwachslinien verlaufen zwischen adapikaler Naht und der oberen Kante des Schlitzbandes prosoklin und schwach prosocyrt. Auf dem Schlitzband bilden sie einen deutlich opisthocyrten Bogen. Auf der Basis verlaufen sie erst in einem prosocyrten Bogen und dann fast gerade zum Nabel. An der rundlichen, stets beschädigten Mündung sind Details nicht erkennbar.

B e m e r k u n g e n : Die Art *P. expansus* wird meist weit gefaßt mit großer Variabilität und entsprechend langer Lebenszeit (n. Fischer & Weber 1997 Sinemurium bis Pliensbachium). Die Windungen sollen abgesetzt sein oder ohne Absatz aufeinander folgen, die Spiralen schwach oder deutlich ausgebildet sein, Höcker direkt unterhalb der adapikalen Naht vorhanden sein oder fehlen. Andererseits werden mehrere weitere altersgleiche *Ptychomphalus*-Arten unterschieden (vgl. z.B. Kuhn 1936, der aus dem Lias δ von Franken 4 *Ptychomphalus*-Arten anführt, aber nicht *P. expansus*). Nur eine Neubearbeitung der liassischen *Ptychomphalus*-Funde kann zu einer verläßlichen Artfassung führen.

Archaeogastropode (Pleurotomarioidea?) gen. et sp. ind.
Taf. 2, Fig. 1-3

M a t e r i a l : 1 Exemplar (BSP 1998 II 5).

B e s c h r e i b u n g : Es liegt nur ein juveniles Exemplar mit insgesamt 2 2/3 gerundeten Windungen vor. Es ist trochospiral, 1,0 mm hoch und ebenso breit. Der Protoconch ist vom Archaeogastropoden-Typ und besteht aus knapp einer glatten, konvexen Windung. Er hat einen Durchmesser von 0,28 mm. Dann setzt ein feines Maschenwerk ein, das die ganze sichtbare Windung bedeckt; seine axialen Teile werden allmählich verstärkt und bilden auf der letzten halben Windung deutliche Axialrippen. Gleichzeitig werden ca. 3 Spiralen angelegt, die Maschenskulptur verschwindet. Die beiden abapikalen Spiralen schließen zwischen sich einen konkaven Bereich ein (Schlitzband?). Die Axialrippen sind etwa ebenso breit wie ihre Zwischenräume. Die nur mäßig konvexe Basis hat einen schmalen, tiefen Nabel. Die Axialrippen treten nicht auf sie über, dafür ist sie gleichmäßig mit Spiralfurchen bedeckt. Die Innenlippe der Mündung ist im columellaren Bereich abgelöst und etwas umgeschlagen.

Ordnung Trochomorpha Naef 1911
Überfamilie Trochoidea Rafinesque 1815
Familie Eucyclidae Koken 1896

Gattung *Eucyclus* Eudes-Deslongchamps 1860

Eucyclus elegans (v. Münster 1844)
Taf. 2, Fig. 4-5

* 1844 *Turbo elegans* Münster - v. Münster in Goldfuss, S. 89, Taf. 193, Fig. 10a-b
* 1844 *Turbo venustus* Münster - v. Münster in Goldfuss, S. 88, Taf. 193, Fig. 9a-b
1909 *Eucyclus elegans* Münster sp. - Brösamlen, S. 256, Taf. 20, Fig. 7a-b

part 1936 *Eucyclus elegans* v. Münster - Kuhn, S. 288, Taf. 9, Fig. 32
1936 *Eucyclus venustus* v. Münster - Kuhn, S. 288, Taf. 9, Fig. 19, 20, 22, 33

M a t e r i a l : 7 Gehäuse (Sammlung Weiss und Material Weiss, BSP 1998 II 6).

B e s c h r e i b u n g : Das vorliegende Material stammt aus dem oberen Teil der Grube Kalchreuth (Knollenlage). Die Erhaltung ist mäßig, die Kalkschalen sind mürbe und mehr oder weniger stark korrodiert (nur an einem Exemplar besser erhalten, ihm fehlen jedoch die ersten Windungen).

Ein noch relativ gut erhaltenes Exemplar hat 7,5 Windungen, ist 11,5 mm hoch und 7,5 mm breit. Das Gehäuse ist mäßig schlank, die Windungen sind anfangs gekielt (durch die tief gelegene 3. Spirale), später gerundet. Die Nähte sind tief eingesenkt. Die Ausbildung von Protoconch und ersten Teleoconchwindungen ist nicht erkennbar. Frühe Teleoconchwindungen mit 3 kräftigen Spiralen, die kräftigste liegt dicht über der abapikalen Naht und kielt den Windungsumriß. Zwischen ihr und der abapikalen Naht ist anfangs keine weitere Spirale erkennbar. Durch Zurückweichen der Naht erscheint erst die Grenzspirale, später noch eine weitere kräftige Spirale auf dem sichtbaren Windungsteil. Dadurch rückt der Kiel fast in die Windungsmitte und schwächt sich zu einer Spirale gleicher Stärke wie die übrigen Spiralen ab, die Kielung des Umrisses verliert sich. Zwischen den kräftigen Spiralen wird je eine schwächere ausgebildet. Die anfangs relativ kräftigen und weitständigen Axialrippen schwächen sich zu etwas verstärkten, dicht stehenden Anwachslinien ab. Die Kreuzungsstellen zwischen Spiralen und Axialrippen sind anfangs deutlich gehöckert, mit Abschwächung der Axialrippen werden auch die Höcker unscheinbarer.

Die Basis ist mäßig konvex und mit ca. 8 (ohne die auf den sichtbaren Windungsteil gewanderten) kräftigen Spiralen in etwa gleichen Abständen bedeckt. Zwischen ihnen wird teilweise oder immer je eine schwächere Spirale angelegt.

B e m e r k u n g e n : Die Kuhn'sche Abbildung der *E. elegans* läßt eine Identifizierung mit der vorliegenden Form nicht zu. Da ihm aber nach eigener Angabe das Münster'sche Original vorlag, gehört zumindest ein Teil seines Materials zu dieser Art.

B e z i e h u n g e n : Die Beziehungen zur *E. dunkeri* siehe bei dieser.

Eucyclus dunkeri (Goldfuss 1844)
Taf. 2, Fig. 6-7

* 1841 *Turbo dunkeri* nobis - Goldfuss, S. 89, Taf. 193, Fig. 11a-b
? 1936 *Eucyclus dunkeri* v. Münster - Kuhn, S. 289, Taf. 9, Fig. 30-31
v 1997 *Eucyclus elegans* (Münster) - Nützel & Kiessling, S. 389, Taf. 34, Fig. 1-4

M a t e r i a l : 4 Exemplare aus der Knollenlage von Kalchreuth; ca. 35 Exemplare aus den Tonen (Sammlung und Material Weiss, eigenes Material, BSP 1998 II 7-10).

B e s c h r e i b u n g : Das größte Exemplar ist 12,0 mm hoch und 9,5 mm breit mit mehr als 6 Windungen (die äußerste Spitze fehlt). Die Erhaltung der Exemplare aus der Knollenlage ist nur mäßig, die Schalensubstanz ist stark angegriffen. Bei den in den Tonen gefundenen Exemplaren sind die ersten Windungen teilweise gut erhalten, bei größeren Exemplaren sind die letzten Windungen stets stark verdrückt.

Zur *E. elegans* treten die folgenden Unterschiede auf: Das Gehäuse ist deutlich breiter und gedrungener. Es fehlt das Absinken der Naht, von der Basis werden keine Spiralen oder lediglich eine oberhalb der Naht sichtbar. Die 3. Spirale bleibt dadurch dicht oberhalb der abapikalen Naht liegen bzw. wandert nur wenig in Richtung Windungsmitte und kielt den Windungsumriß noch auf der letzten Windung deutlich. Es fehlt somit die Abrundung des

Windungsumrisses. Der Bereich adapikal vom Kiel ist fast gerade und konvergiert deutlich adapikalwärts. Zusätzliche Spiralen werden auf dem sichtbaren Windungsteil und auf der Basis nur vereinzelt ausgebildet oder fehlen ganz.

B e m e r k u n g e n : Diese Form, die gleichzeitig und neben (wenigstens teilweise, in der Knollenlage) der *E. elegans* auftritt, unterscheidet sich in ihrer Morphologie deutlich von dieser. Das Material ist zu gering und zu schlecht erhalten um zu entscheiden, ob nur zwei Morphotypen (verbunden durch Übergänge?) oder zwei getrennte Arten vorliegen.

Mit der GOLDFUSS'schen Abbildung besteht in Gestalt und Ausbildung der Spiralen gute Übereinstimmung. Bei GOLDFUSS sind jedoch die Axialrippen und die Höckerung an den Kreuzungsstellen der Axialrippen mit den Spiralen schwächer dargestellt. Das von NÜTZEL & KIESSLING (1997) als *E. elegans* beschriebene Material ist zu dieser Art zu stellen.

Unterklasse Caenogastropoda COX 1959

Ordnung Cerithimorpha GOLIKOV & STAROBOGATOV 1975

Überfamilie Cerithioidea FLEMING 1823

Familie Procerithiidae COSSMANN 1909

Gattung *Rhynchocerithium* COSSMANN 1906

Rhynchocerithium? kochi (v. MÜNSTER 1844)
Taf. 2, Fig. 8-10; Taf. 3, Fig. 1

*1844 *Turbo kochii* - v. MÜNSTER in GOLDFUSS, S. 91, Taf. 103, Fig. 15
?1901 *Cerithinella kochi* MÜNST. sp.- SCHLOSSER, S. 529, Taf. 16, Fig. 13
1935 *Cerithinella kochii* v. MÜNST. - KUHN, S. 485, Taf. 18, Fig. 21
v1997 *Procerithium kochi* (MÜNSTER) - NÜTZEL & KIESSLING, S. 392, Taf. 35, Fig. 3-4

M a t e r i a l : Es liegen zahlreiche Exemplare vor (BSP 1998 II 13-17), von denen im folgenden eine für Kalchreuth ungewöhnlich gut erhaltene Jugendschale beschrieben wird (BSP 1998 II 11-12).

B e s c h r e i b u n g : Das Jugendexemplar umfaßt 6,5 Windungen, sein Protoconch ist 1,5 mm hoch und 1,3 mm breit. Das retikulat knotige Teleoconchornament ist bereits bei NÜTZEL & KIESSLING eingehend beschrieben. Der Protoconch ist planktotrophen Typs und von relativ breit konischer Gestalt; er umfaßt 6,3 Windungen, ist 1,5 mm hoch und 1,3 mm breit. Die erste Windung hat einen Durchmesser von 0,12 mm. Die Larvalschale trägt zwei mediane Spiralen, an denen die Windungen gewinkelt sind. Sie sind zunächst mit einer Reihe kleiner Knötchen besetzt; sodann tritt eine weitere Knotenreihe hinzu. Die Knoten beider Reihen sitzen alternierend zueinander. Ferner ist eine subsuturale Knotenreihe entwickelt, deren Knoten weitständiger und etwas größer als die Knoten auf den Spiralen sind. Der Bereich unterhalb der abapikalen medianen Spirale scheint mit feinsten Knötchen besetzt gewesen zu sein, die aber wegen der Umkristallisation nur andeutungsweise sichtbar sind. Auf der letzten Larvalwindung verliert sich die Knotenskulptur, so daß die Larvalschale nur noch eine Spiralskulptur zeigt.

B e m e r k u n g e n : Die vorliegende Art wurde bereits von NÜTZEL & KIESSLING (1997) ausführlich beschrieben. Sie stimmt gut mit der Abbildung von MÜNSTER in GOLDFUSS (1844) überein. Die procerithiide Larvalschale von *Rh.? kochi* kann nunmehr wesentlich detaillierter belegt werden. Dies ist auch deswegen von Bedeutung, weil noch kein Protoconch einer

unterjurassischen Procerithiidae so genau belegt worden ist. Aus dem Dogger sind bereits mehrere Larvalschalen gut beschrieben und abgebildet (GRUNDEL 1974, 1990, SCHRODER 1995). Zwar belegen MCDONALD & TRUEMAN (1921) bicarinate frühe Windungen liassischer Procerithiidae, jedoch ohne diese als Larvalschalen zu identifizieren und ohne sie hinreichend darzustellen.

Die hier erstmals für liassische Procerithiidae belegte Knotenskulptur auf der Larvalschale ist aus dem Dogger und der Unterkreide schon gut belegt (SCHRÖDER 1992, Taf. 3). BANDEL (1992) bildet ganz ähnliche Larvalschalen von den obertriassischen Gattungen *Camposcala* BANDEL und *Ampezzoscala* BANDEL ab (Fam. Ladinulidae BANDEL). Die genannten Gattungen ähneln den Procerithiidae auch hinsichtlich ihrer Gestalt und Teleoconchmorphologie, so daß eine nahe Verwandtschaft der Procerithiidae mit den triassischen Ladinulidae ziemlich wahrscheinlich ist. HAAS (1953) rechnet zahlreiche norische Arten den Procerithiidae zu, von denen aber noch kein Protoconch bekannt gemacht wurde. Laut TRACEY et al. (1993) gilt als ältester Vertreter der Procerithiidae *Paracerithium subcerithiforme* (KITTL 1895) aus der Trias. Jedoch ist auch von dieser Art der Protoconch nicht bekannt. Nunmehr ist die hier vorgestellte Larvalschale die älteste gut belegte einer eindeutigen Procerithiidae. Dies ist bemerkenswert, da die Procerithiidae innerhalb der Evolution der artenreichen Cerithimorpha eine zentrale Rolle spielen.

Gattung *Xystrella* COSSMANN 1909

Xystrella? sp. 1
Taf. 3, Fig. 4-5

M a t e r i a l : Es liegen 2 Teleoconchbruchstücke vor (BSP 1998 II 18).

B e s c h r e i b u n g : Die Schale ist schlank und hoch turmförmig. Das größere Teleoconchbruchstück umfaßt 6,5 Windungen, ist 8 mm hoch und 2,7 mm breit. Die erste erhaltene Windung ist 0,8 mm breit. Die Teleoconchwindungen sind leicht konvex. Sie sind retikulat mit opisthocyrten, feinen kollabralen Axialfäden und Spiralrippen skulptiert. Pro Windung sind bis zu 24 Axialfäden entwickelt. Die Kreuzungspunkte zwischen Axialfäden und Spiralen sind knotenartig verdickt. Auf den frühen Teleoconchwindungen sind 3 Spiralen entwickelt, die etwa gleichen Abstand zueinander haben. Die adapikale Spirale 1 liegt etwas unterhalb der Sutur. Die Spiralen 2 und 3 sind etwas kräftiger als die Spirale 1. Eine 4. Spirale (= Grenzspirale zur Basis) liegt an der abapikalen Sutur, ist nicht knotig entwickelt und wird von der nachfolgenden Windung zum Teil verdeckt. Auf den späten Teleoconchwindungen wird zwischen die Hauptspiralen jeweils ein schwächerer Spiralfaden geschaltet, so daß auf der letzten erhaltenen Windung 7 Spiralen sichtbar sind. Die Basis der Mittelwindungen ist wenig konvex, an der Grenzspirale winklig abgesetzt. Auf der Basis wechseln 3-4 stärkere Spiralen mit jeweils einer schwächeren.

Xystrella? sp. 2
Taf. 3, Fig. 6-7

M a t e r i a l : 1 Teleoconchbruchstück (BSP 1998 II 19).

B e s c h r e i b u n g : Die schlanke Schale ist hoch turmförmig. Das Bruchstück umfaßt ca. 7 Windungen, ist 6,8 mm hoch und 2,8 mm breit. Die erste erhaltene Teleoconchwindung ist 0,8 mm breit. Die Teleoconchwindungen zeigen ziemlich geraden Umriß und grenzen in deutlich eingesenkten Suturen aneinander. Sie sind retikulat mit opisthocyrten, kollabralen Axialrippen und Spiralen skulptiert. Pro Windung sind bis zu 20 Rippen entwickelt. Die

Kreuzungspunkte zwischen Axialrippen und Spiralen sind als spitz ausgezogene Knoten entwickelt. Auf den Teleoconchwindungen sind anfangs 3 etwa gleich starke Spiralen voll sichtbar, die ungefähr gleichen Abstand zueinander haben. Die adapikale Spirale 1 liegt etwas unterhalb der Sutur. Zwischen ihr und der 2. Spirale wird frühzeitig eine 4. Spirale angelegt. Sie ist anfangs schwächer als die anderen Spiralen, wird aber ebenso kräftig wie diese. Eine 5. Spirale (= Grenzspirale zur Basis) liegt an der abapikalen Sutur. Sie ist relativ schwach, nur leicht knotig und wird von der nachfolgenden Windung zum Teil verdeckt. Auf der wenig konvexen Basis folgt auf die Grenzspirale eine weitere fast ebenso kräftige Spirale. Der Protoconch ist nicht erhalten.

B e m e r k u n g e n : *Xystrella*? sp. 2 unterscheidet sich von *X.*? sp. 1 und von *Rhynchocerithium? kochi* durch die Teleoconchskulptur. Ferner ist *Rh.? kochi* wesentlich breiter und massiger. Die vorliegende Art könnte konspezifisch mit dem Exemplar sein, das SCHLOSSER (1901, Taf. 16, Fig. 3) aus dem Amaltheenton von Lentersheim abbildet. SCHLOSSER bezeichnet das Exemplar als *Cerithinella kochi* (MÜNSTER), wobei es sich vermutlich um eine Fehlbestimmung handelt (siehe oben und NÜTZEL & KIESSLING 1997).

Ordnung Littorinimorpha GOLIKOV & STAROBOGATOV 1975
Überfamilie Truncatelloidea GRAY 1840
?Familie Iravadiidae THIELE 1928

Gattung *Kalchreuthia* n.g.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Hergeleitet von dem in dieser Arbeit behandelten Fundpunkt: Tongrube Kalchreuth.

T y p u s a r t : *Pseudomelania frankei* KUHN 1936.

D i a g n o s e : Protoconch vom Typ der Iravadiidae: Ca. 2 (oder mehr?) glatte, gerundete Windungen, deren erste Windung planspiral aufgerollt ist. Teleoconch ohne Skulptur. Windungen zahlreich, breiter als hoch, nur langsam an Höhe zunehmend. Letzte Windung weniger als die halbe Gehäusehöhe einnehmend. Windungen unsymmetrisch-konvex mit größter Breite unter der halben Windungshöhe. Basis wenig konvex, imperforat. Anwachslinien auf dem sichtbaren Windungsteil opisthocyrt, dann prosocyrt. Mündung breitoval, ohne verdickte Außenlippe, mit kurzem abapikalen Ausguß.

D i a g n o s i s : The protoconch ist typical for the Iravadiidae: it comprises two (or more) smooth rounded whorls, the first of which is planispiral. The teleoconch is smooth with numerous slowly increasing whorls which are wider than high. The last whorl is smaller than the spire. The outline of the teleoconch whorls is asymmetrical with its greatest width in an submedian position. The base is convex and anomphalous. The growth lines are opisthocyrt on the whorl face; they curve backward on the base. The aperture is wide and oval with a short anterior outlet.

B e z i e h u n g e n : Von den Gattungen der Iravadiidae unterscheidet sich *Kalchreuthia* durch das schlanke Gehäuse, die Skulpturlosigkeit, besonders aber durch die im Verhältnis zur Breite niedrigen Windungen des Teleoconchs und deren langsame Höhenzunahme sowie die niedrige Endwindung.

Eine möglicherweise kongenerische Art ist *Pseudomelania leyerbergensis* KRUMBECK (siehe KUHN 1935, Taf. 9, Fig. 7, 13) aus dem obersten Lias/unterem Dogger. Nicht hierher zu stellen ist *Tournoueria* cf. *wilkeana* (BRAUNS) i.S. von WALTHER (1951). Eine Überprüfung der WALTHER'schen Originale ergab, daß der Protoconch dem Typ *Zygopleura* entspricht, d.h. er ist hoch konisch ohne planspirale Aufrollung zu Beginn.

Kalchreuthia frankei (KUHN 1936)
Taf. 3, Fig. 2-3

*v1936 *Pseudomelania frankei* n.sp.- KUHN, S. 294, Taf. 13, Fig. 11
v1997 *Tournoueria* cf. *frankei* (KUHN) - NÜTZEL & KIESSLING, S. 393, Taf. 35, Fig. 5-7

M a t e r i a l : Zahlreiche Exemplare (BSP 1998 II 20-25).

B e m e r k u n g e n : Eine neuere Beschreibung der Art, deren wichtigste Merkmale in der Diagnose der Gattung genannt sind, gaben NUTZEL & KIESSLING. Das in München aufbewahrte Original zur Abbildung bei KUHN 1936 (BSP 1935 I 47) lag vor. Es stammt aus dem Amaltheenton (Lias δ, spinatum-Zone) von Wernsdorf. Ein Vergleich mit dem Material von Kalchreuth ergab die artliche Identität beider Formen.

Das KUHN'sche Original wird hiermit zum Lectotypus der Art bestimmt. Es besteht aus insgesamt 7,5 Windungen (einschließlich dem Protoconch) und ist 2,5 mm hoch und 1,1 mm breit.

Ordnung Ptenoglossa GRAY 1853
Überfamilie Zygopleuroidea WENZ 1940
Familie Zygopleuridae WENZ 1940

Gattung *Levipleura* n.g.

D e r i v a t i o n o m i n i s : lat. levis - glatt; nach dem skulpturlosen Protoconch in Verbindung mit der Endung „*-pleura*".

T y p u s a r t : *Melania blainvillei* v. MÜNSTER 1844.

D i a g n o s e : Ausbildung des Teleoconchs wie bei *Zygopleura* KOKEN 1892. Die Axialrippen können im Verlauf der Ontogenese rückgebildet werden. Der Protoconch ist mehrwindig (planktotroph), konisch mit kaum gerundetem Apex, ohne Knoten und Axialrippen, aber zumindest teilweise mit einer Mikroskulptur (Tuberkel). Eine suprasuturale Spiralleiste kann auftreten.

D i a g n o s i s : The teleoconch is like that of *Zygopleura* KOKEN 1892. The teleoconch ribs might be reduced. The protoconch has a conical shape, the apex is rather pointed. The planktotrophic larval shell has several mostly smooth whorls without axial ribs or nodules, a fine nodular microsculpture and a suprasutural spiral may be present.

B e z i e h u n g e n : *Zygopleura* hat einen mit einer subsuturalen Knotenreihe skulpturierten Protoconch (BANDEL 1991, NÜTZEL 1998). *Settsassia* weicht durch den kleinen und nur aus ca. 2 Windungen bestehenden Protoconch ab, außerdem sind die ersten Teleoconchwindungen skulpturfrei (die Axialrippen setzen verzögert ein; BANDEL 1992, NÜTZEL 1998). *Katosira*, deren Protoconch unbekannt ist, weicht durch die Ausbildung feiner Spiralen auf den seitlichen Windungsoberflächen sowie stärkerer Spiralen auf der Basis ab. *Anoptychia* hat nach BANDEL (1995) ein heterostrophes Larvalstadium vom *Mathilda*-Typ.

Am ähnlichsten wird *Mesostrombus* SCHRÖDER 1995. SCHRÖDER bestimmte *Terebra vetusta* PHILLIPS 1829 zur Typusart. PHILLIPS gab keine Beschreibung, sondern lediglich eine Abbildung dieser Art. Diese zeigt einen verhältnismäßig schlanken Gastropoden mit kräftigen Axialrippen vom *Zygopleura*-Typ ohne Spiralen auf den Teleoconchwindungen. Er führt mehrere Fundorte aus dem Inferior Oolite und dem Great Oolite an, d. h. aus dem Zeitraum Aalenium bis Bathonium. Es ist deshalb zu vermuten, daß er mehrere ähnliche Arten unter seiner *Terebra vetusta* zusammenfaßte.

Mit sehr großer Wahrscheinlichkeit ist dies bei HUDLESTON (1887-1896) (auf dessen Beschreibung sich SCHRÖDER bezieht) der Fall. Seine *Cerithium vetustum* PHILLIPS mit ihren Varietäten ist sehr variabel, generell jedoch durch kräftige Axialrippen und stets vorhandene, teilweise kräftige Spiralen gekennzeichnet, welche die Axialrippen mehr oder weniger deutlich höckern. Außerdem ist eine betonte subsuturale Höckerreihe ausgebildet. Wahrscheinlich sind alle Formen der „*vetustum*"-Gruppe i.S. von HUDLESTON Vertreter der Procerithiidae, was bereits HUDLESTON durch seine Zuweisung zur Gattung *Cerithium* zum Ausdruck brachte. Das Original von PHILLIPS, das HUDLESTON offensichtlich vorlag, ist nach ihm deutlich korrodiert, so daß die Spiralskulptur verloren ging. Angaben zur Ausbildung des Protoconchs finden sich weder bei PHILLIPS noch bei HUDLESTON.

Das von SCHRÖDER 1995 als *M. vetustus* bestimmte Material aus Norddeutschland ist fragmentarisch und in sich anscheinend nicht einheitlich. So hat sein auf Taf. 6, Fig. 5-7 abgebildeter Protoconch mehr Windungen, ist höher und schlanker und mit einem spitzeren Apex versehen als der auf Taf. 6, Fig. 8-10 abgebildete. Die ersten Teleoconchwindungen haben auf dem sichtbaren Windungsteil nur Axialrippen, Spiralen werden hier erst später ausgebildet. Das SCHRÖDER'sche Material stammt aus dem Aalenium, während der PHILLIPS'sche Typus nach HUDLESTON wahrscheinlich im Millepore oder Grey Limestone (höheres Bajocium) gefunden wurde. Eine Identität beider Formen kann daher nicht ohne weiteres angenommen werden.

Terebra vetusta PHILLIPS ist derzeit eine unzureichend bekannte Art, deren taxonomische Stellung nicht beurteilt werden kann (Zygopleuridae oder Procerithiidae oder eine andere Gruppe?). Das Material der „*vetustum*"- Gruppe von HUDLESTON stammt teilweise aus den Scarborough Beds und damit aus etwa altersgleichen Schichten wie das Original von PHILLIPS. Das kann ein Hinweis darauf sein, daß beide Formen konspezifisch sind. *Terebra vetusta* wäre dann eine Procerithiidae. Wenn die Angabe HUDLESTON's zutrifft, daß das Typusexemplar deutlich korrodiert ist und dadurch eine Auslöschung wesentlicher Merkmale erfolgte, bleibt die Art aber möglicherweise für immer ein nicht näher zu definierendes Taxon. Durch die Bestimmung dieser Art zur Typusart der Gattung *Mesostrombus* ist die SCHRÖDER'sche Gattung nach Inhalt, Umfang und taxonomischer Stellung nicht bestimmbar. Sie sollte bis zu einer gültigen Revision der Typusart, die Klarheit über deren morphologische Ausstattung bringt, auf diese beschränkt bleiben.

Demgegenüber ist *Melania blainvillei* eine sehr gut bekannte Art. Sie weicht von *Zygopleura* und ähnlichen Gattungen durch den zwar zygopleuriden aber skulpturlosen Protoconch und das Fehlen von deutlichen Spiralen auf dem Teleoconch ab. *Levipleura* erhält durch die Bestimmung dieser Art zur Typusart einen fest umrissenen Inhalt.

Levipleura blainvillei (v. MÜNSTER 1844)
Taf. 3, Fig. 8-10

v1997 *Zygopleura blainvillei* (MÜNSTER) - NÜTZEL & KIESSLING, S. 390; Taf. 34, Fig. 5-7; Taf. 35, Fig. 1-2 (hier weitere Angaben zur Synonymie)
v1998 *Zygopleura blainvillei* (MÜNSTER, 1844) - NÜTZEL, S. 146; Taf. 19 R-U, Abb. 18 E

M a t e r i a l : Zahlreiche Exemplare (BSP 1998 II 26-30).

B e m e r k u n g e n : Die Art wurde von NÜTZEL & KIESSLING ausführlich beschrieben. Hier werden Abbildungen des größten bekannten Exemplars gegeben (Sammlung NÜTZEL). Es ist 12,5 mm hoch. Taf. 3, Fig. 10 zeigt bei einem 10,2 mm hohen Exemplar (Sammlung BARTHELMESS) den vollständig erhaltenen Mündungsrand (Außenlippe) und damit den Verlauf der Anwachslinien.

?Familie Zygopleuridae Wenz 1940

Ptenoglosser Protoconch
Taf. 3, Fig. 11-12

M a t e r i a l : Es lag eine isolierte Larvalschale vor, die verloren gegangen ist, sowie ein weiteres Exemplar aus dem Lias δ vom Sendelbach (Naturkundemuseum Bamberg).

B e s c h r e i b u n g : Die Larvalschale ist von hochgetürmter, massiger Gestalt. Sie umfaßt etwa 5 Windungen, ist 0,95 mm hoch und 0,71 mm breit. Der Durchmesser der ersten Windung beträgt 0,14 mm. Die ersten 0,7 Windungen sind glatt. Die Larvalwindungen sind konvex. Sie nehmen relativ schnell zu und umfassen sich stark. Die Larvalschale trägt schmale, kräftige Axialrippen, die gerade bis leicht opisthocyrt verlaufen. An der Basis biegen die Rippen scharf nach vorne um und bilden eine Spiralleiste, welche wahrscheinlich die Oberkante des Larvalhakens darstellt. Die Basis ist jenseits dieser Spirale glatt. Der Teleoconch ist nicht erhalten.

B e m e r k u n g e n : Die Art, zu der diese berippe Larve gehört, ist vermutlich ein Vertreter der Unterfamilie Ampezzopleurinae Nützel 1998 (Fam. Zygopleuridae Wenz 1940). Dafür sprechen Gestalt und Rippen, die in ähnlicher Weise bei der triassischen Gattung *Ampezzopleura* Bandel 1991 vorkommen (Bandel 1991, Nützel 1998). Auch für die Familien Protorculidae Bandel 1991 sind berippte Larvalschalen typisch, jedoch sind die Protoconche meist viel schlanker. Die mesozoischen Familien Protorculidae und Zygopleuridae sind wahrscheinlich nahe mit den rezenten Ptenoglossa verwandt, bei denen die axial berippte Larvalschale vermutlich den ursprünglichen Zustand darstellt (Bandel 1991, Nützel 1998). Gründel (1977, 1990) belegte ähnliche Larvalschalen für die Cerithiopsoidea aus dem Dogger. Schröder (1995) bildete isolierte Rippenlarven gleichen Typs aus der Unterkreide ab. Solange der zur vorliegenden Larvalschale gehörige Teleoconch unbekannt bleibt, ist die systematische Stellung mit Unsicherheit behaftet. Immerhin handelt es sich um die erste liassische Rippenlarve, die bisher bekannt ist, und es ist wahrscheinlich, daß sie einer Art aus dem Kreis der Ptenoglossen angehört.

Unterklasse Heterostropha Fischer 1885

Ordnung Allogastropoda Haszprunar 1985
Überfamilie Mathildoidea Dall 1889
Familie Tofanellidae Bandel 1995
Unterfamilie Usedomellinae Gründel 1998

Gattung *Usedomella* Gründel 1998

Usedomella sp.
Taf. 4, Fig. 4

M a t e r i a l : 1 Exemplar (BSP 1998 II 31).

B e s c h r e i b u n g : Gehäuse sehr schlank. Mit ca. 5 Windungen ist es 1,5 mm hoch und 0,6 mm breit. Protoconch aus reichlich 2 glatten Windungen bestehend, die sehr rasch an Breite zunehmen (Endabschnitt in Seitenansicht etwas die 1. Teleoconchwindung überragend). Er ist 0,24 mm hoch und hat einen Durchmesser von 0,25 mm. Teleoconchwindungen hoch im Verhältnis zur Breite, deutlich konvex, Nähte eingetieft. Eine Skulptur fehlt. Die Anwachslinien sind nicht erkennbar. Basis konvex, nicht abgesetzt, ohne Nabelritze. Mündung langoval. Innenlippe im columellaren Bereich etwas abgelöst.

Überfamilie Streptacidoidea KNIGHT 1931
Familie Donaldinidae BANDEL 1994

Gattung *Neodonaldina* BANDEL 1996

Neodonaldina sinuata n.sp.
Taf. 4, Fig. 1-3

v1995 Gen. et sp. ind. „ALLO.2" - SCHRÖDER; S. 60; Taf. 10, Fig. 12-14; Taf. 15, Fig. 14
v1997 *Neodonaldina* sp. - NÜTZEL & KIESSLING, S. 298, Taf. 39, Fig. 3-5
1998 *Urlocella* n.sp. - GRÜNDEL, S. 6

D e r i v a t i o n o m i n i s : Nach den parasigmoidal geschwungenen Anwachslinien.

H o l o t y p u s : Das bei NÜTZEL & KIESSLING 1997 auf Taf. 39, Fig. 3-5 und hier auf Taf. 4, Fig. 1-3 abgebildete Exemplar (BSP 1998 II 32).

L o c u s t y p i c u s : Tongrube Kalchreuth bei Erlangen.

S t r a t u m t y p i c u m : Oberes Pliensbachium (spinatum-Zone, apyrenum-Subzone).

P a r a t y p e n : 3 Gehäuse (BSP 1998 II 33-35).

D i a g n o s e : Protoconch aus 1,5 Windungen bestehend. Teleoconchwindungen mit ca. 10 Spiralen auf dem sichtbaren Windungsteil. Sie sind im abapikalen Windungsteil stärker entwickelt als im adapikalen. Anwachslinien auf dem sichtbaren Windungsteil opisthoklin und opisthocyrt, auf der Basis prosocyrt. Basis mit kleiner Nabelritze. Mündung breitoval. Innenlippe im columellaren Bereich abgelöst und etwas umgeschlagen.

B e m e r k u n g e n : In der Diagnose sind Ergänzungen zur Beschreibung von NÜTZEL & KIESSLING enthalten. Der Verlauf der Anwachslinien ist an einem Exemplar von Kalchreuth erkennbar. Vom einzigen SCHRÖDER vorliegenden Exemplar ist nur noch ein Teil des Protoconchs erhalten, seine Form kann nur noch anhand seiner Abbildungen beurteilt werden.

B e z i e h u n g e n : *N. elongata* (ZARDINI 1978) aus der Obertrias von St. Cassian (Typusart der Gattung) hat 2 Protoconchwindungen, die Zahl der Spiralen auf dem sichtbaren Teil der Teleoconchwindungen beträgt nur 5-7, und es sind keine Stärkeunterschiede zwischen dem ab- und adapikalen Teil vorhanden, die Anwachslinien verlaufen gerade und etwa orthoklin, die Basis hat keine Nabelritze.

Ordnung Opisthobranchia MILNE-EDWARDS 1848
Überfamilie Cylindrobullinoidea WENZ 1947
Familie Cylindrobullinidae WENZ 1947

Gattung *Actaeonina* D'ORBIGNY 1847

B e m e r k u n g e n : Neben *Actaeonina* wird oft *Cylindrobullina* als selbständige Gattung geführt. Ein Unterschied sollen die konvexen seitlichen Windungsumrisse bei *Actaeonina* sein im Gegensatz zu den geraden, etwa einander parallel laufenden bei *Cylindrobullina*. Die bei *Cylindrobullina* ausgeprägte adapikale Rampe, gegen den seitlichen Windungsteil durch eine Kante mit folgender Furche abgegrenzt, soll bei *Actaeonina* abgeschwächt und weniger markant sein. Bei beiden Merkmalen gibt es alle Übergänge zwischen den Extremen. Die Zuordnung mancher Arten zu einem der beiden Taxa wird dadurch fragwürdig und subjektiv. Daher werden beide Gattungen hier als Synonyme angesehen. Die Priorität hat der Name *Actaeonina*.

Actaeonina submoorei KUHN 1936
Taf. 4, Fig. 5-10

1901 *Cylindrobullina Moorei* DUMORT. sp. - SCHLOSSER, S. 532
part 1935 *Actaeonina moorei* DUM. - KUHN, S. 487, Taf. 18, Fig. 20a-b (non Fig. 10a-b)
*v 1936 *Actaeonina submoorei* n.sp. - KUHN, S. 299, Taf. 12, Fig. 28
v? 1997 *Actaeonina (Ovactaeonina)*? sp. 2 - NÜTZEL & KIESSLING, S. 398, Taf. 38, Fig. 1-4
non 1997 *Actaeonina submoorei* (KUHN) - NÜTZEL & KIESSLING, S. 395, Taf. 36, Fig. 1-7

H o l o t y p u s : Das auf Taf. 4, Fig. 5-6 abgebildete Exemplar (BSP 1891 IV 548).

L o c u s t y p i c u s : Lentersheim.

S t r a t u m t y p i c u m : Pliensbachium (Lias δ).

M a t e r i a l : Nur KUHN's Original (1936) sowie mit Vorbehalt zu dieser Art gestellte 6 Juvenile von Kalchreuth (BSP 1998 II 36-37).

B e s c h r e i b u n g : KUHNs (1936) Original ist von länglich eiförmiger Gestalt. Es umfaßt ca. 5 Windungen, ist 9 mm hoch und 3,8 mm breit. Die Windungen sind leicht konvex. Die Suturen sind deutlich. Der Teleoconch zeigt eine undeutlich abgesetzte subsuturale Rampe, die von einer Furche abgegrenzt wird. Die Rampe trägt eine weitere schwache Furche. Der Verlauf der Anwachslinien ist nicht eindeutig feststellbar. Darüber hinaus ist die Schale glatt. Die Mündung ist tropfenförmig und läuft adapikal spitz zu. Der Protoconch ist nicht erhalten.

Aus dem Material von Kalchreuth liegen 6 Juvenile vor mit maximal 2,5 Teleoconchwindungen (größtes Gehäuse 2,6 mm hoch und 1,5 mm breit) (Taf. 4, Fig. 7-10). Ihr Protoconch ist nahezu coaxial und hat einen Durchmesser von 0,26-0,30 mm. Er ist scharf gegen den Teleoconch abgesetzt. Der Apex ist abgestumpft. Windungen des Teleoconchs mit deutlich absinkender Naht. Eine Rampe ist als schwach konkav eingetiefte bandartige Struktur angedeutet. Da am Holotypus der Art die Gehäusespitze fehlt, im Kalchreuther Material größere Gehäuse nicht gefunden wurden, bleibt die Gleichsetzung beider Formen etwas unsicher.

B e m e r k u n g e n : KUHN (1935) bestimmte eine Actaeonine vom Sendelbach bei Bamberg als *A. moorei* (DUMORTIER 1869). Er bildete zwei Exemplare ab: ein kleines mit recht ausgeprägter Rampe (Taf. 18, Fig. 10) und ein größeres, bei dem eine solche Rampe nicht sichtbar ist (Taf. 18, Fig. 20). Bei dem in München unter der Nummer BSP 1934 IV 39 aufbewahrten Orignal handelt es sich um das zur Taf. 18, Fig. 10. Auf dem Etikett steht allerdings „Orig. zu Kuhn, N. Jahrb. 1934, Taf. 18 Fig. 10, 20". Doch hat das Original zur Fig. 20 mindestens 1 Teleoconchwindung mehr als das zur Fig. 10, beide Abbildungen können nicht auf dem gleichen Exemplar beruhen.

1936 begründete KUHN die Art *A. submoorei* und setzte seine 1935 nach eigener Auffassung als *A. moorei* falsch bestimmte Art in deren Synomymie (allerdings zitiert er nur die Vorlage zur Taf. 18, Fig. 10 von 1935, die aber zur Art *A. domeria* zu stellen ist). In der Beschreibung von *A. submoorei* erwähnte KUHN (1936) ein einziges Exemplar und bildete auch nur eines ab (Taf. 12, Fig. 28). Es ist anscheinend dasselbe Stück, das KUHN 1935 (Taf. 18, Fig. 20) bereits abgebildet hatte. Das Exemplar stammt aus dem Amaltheenton von Lentersheim. Es handelt sich laut KUHN (1935, 1936) auch um das Exemplar, das SCHLOSSER (1901) in seiner Fossilliste erwähnt.

In der zugehörigen Tafelerklärung bezeichnete KUHN (1936, S. 310) dieses Exemplar als „Typus". Wir betrachten dies als Festlegung eines Holotypus. Dieser Holotypus ist eindeutig nicht konspezifisch mit dem zweiten Stück, das KUHN (1935, Taf. 18, Fig. 10) als *A. moorei* abbildete. Der Holotyp von *A. submoorei* ist deutlich größer und hat eine weit weniger ausgeprägte Rampe, auf der eine Furche verläuft, und die Windungen sind nicht so deutlich treppenartig voneinander abgesetzt. Das zweite Exemplar der *A. moorei* sensu KUHN (1935) ist dagegen konspezifisch mit der Art, die NÜTZEL & KIESLING (1997) als *A. submoorei* angesprochen haben. Diese Art ist offenkundig noch unbeschrieben und wird im folgenden als neue Art gefaßt. *A. submoorei* ist von Kalchreuth noch nicht sicher nachgewiesen.

Actaeonina domeria n.sp.
Taf. 5, Fig. 2-4

vpart1935 *Actaeonina moorei* DUM. - KUHN, S. 487, Taf. 18, Fig. 10 (non Fig. 20)
1995 *Actaeonina* sp. - SCHRÖDER, S. 66; Taf. 12, Fig. 10-13; Taf. 15, Fig. 17
v1997 *Actaeonina submoorei* (KUHN) - NÜTZEL & KIESSLING , S. 395, Taf. 36, Fig. 1-7

D e r i v a t i o n o m i n i s : Nach dem Auftreten im (höheren) Domer.

H o l o t y p u s : Das auf Taf. 5, Fig. 2-4 abgebildete Exemplar (= Original zu KUHN 1935, Taf. 18, Fig. 10a-b; BSP 1934 IV 39).

L o c u s t y p i c u s : Sendelbach bei Bamberg.

S t r a t u m t y p i c u m : Oberes Pliensbachium (spinatum-Zone).

P a r a t y p e n : Weitere 8 Exemplare aus dem KUHN'schen Material vom Sendelbach (BSP 1934 IV 40, BSP 1934 IV 502-508). Aus dem umfangreichen aus der Tongrube Kalchreuth stammenden Material (gleicher stratigraphischer Horizont) werden 30 Paratypen in München hinterlegt (BSP 1998 II 38-67).

D i a g n o s e : Gehäuse eikegelförmig. Protoconch medioaxial, mit einem Durchmesser von 0,5-0,6 mm. Rampe breit und abgeschrägt, abapikal von einer deutlichen Furche begrenzt. Sonstige Skulptur fehlt.

B e s c h r e i b u n g (nach NÜTZEL & KIESSLING 1997 für *A. submoorei*): Die Schale ist länglich eikegelförmig. Der Teleoconch zeigt eine ausgeprägte subsuturale, schräg abfallende Rampe, die abapikal von einer deutlichen Furche abgegrenzt wird. Darüber hinaus ist die Schale weitgehend glatt. Die fast immer beschädigte Mündung ist langoval mit adapikaler Zuspitzung und angedeutetem abapikalem Ausguß (?). Der Holotypus ist mit reichlich 3 Teleoconchwindungen 3,8 mm hoch und 1,8 mm breit.

Der sinistrale, flach trochospirale Protoconch sitzt deutlich heterostroph auf dem dextralen Teleoconch. Er umfaßt mehr als 2 Windungen, die relativ schnell zunehmen und ist 0,5-0,6 mm breit. Der Durchmesser der ersten Windung beträgt etwa 0,15 mm. Der Protoconch wird vom Teleoconch so umwachsen, daß die erste Windung nicht sichtbar ist. Den Apex der Schale bildet die Basis des Protoconchs. Vermutlich wurde der Protoconch von einem planktonischen Veliger gebildet.

B e m e r k u n g e n : Der Typus von *A. submoorei* unterscheidet sich deutlich von *A. domeria* (siehe oben). Die juvenilen Exemplare, die SCHRÖDER (1995, Taf. 12, Fig. 10-13) aus dem Amaltheenton bei Celle abbildet und als *Actaeonina* sp. bezeichnet, gehören mit hoher Wahrscheinlichkeit der *A. domeria* an. *A. moorei* (DUMORTIER) aus dem mittleren Lias Frankreichs ähnelt der *A. domeria*. DUMORTIER (1869) schrieb aber, daß bei *A. moorei* der Winkel, der die subsuturale Rampe begrenzt, mit einem Band besetzt ist, das von zwei deutlichen Linien begleitet wird. Bei *A. domeria* wird die Kante der Rampe nur abapikal von einer Furche begrenzt, nicht jedoch adapikal. Ferner scheint *A. moorei* schlanker und größer zu sein. Das Stück von DUMORTIER ist etwa 7 mm hoch, obwohl ein beträchtlicher Teil des Apex fehlt, so daß das Stück ursprünglich wohl 8-9 mm hoch war. Der Holotypus von *A. domeria* ist dagegen mit Apex nur ca. 6 mm hoch, fast alle vorliegenden anderen Exemplare sind kleiner. KUHN (1936) erwähnte, daß ihm aus einer Schlämmprobe von Wernsdorf (bei Bamberg) zahlreiche kleine Actaeoninen vorlagen, von denen er annahm, daß sie *A. submoorei* angehören. Wahrscheinlich handelt es sich aber um *A.domeria*, da *A. submoorei* im Gegensatz zu dieser offenbar selten ist.

Actaeonina obliquata n.sp.
Taf. 4, Fig. 11-12; Taf. 5, Fig. 1

Derivatio nominis: lat. obliquus - schräg, schief; nach dem schrägen Nahtverlauf.

Holotypus: Das auf Taf. 4, Fig. 11-12 und Taf. 5, Fig. 1 abgebildete Exemplar (BSP 1998 II 68).

Locus typicus: Tongrube Kalchreuth bei Erlangen.

Stratum typicum: Oberes Pliensbachium (spinatum-Zone, apyrenum-Subzone).

Paratypen: Weitere 3 Gehäuse (BSP 1998 II 69-71).

Diagnose: Protoconch medioaxial mit fast ganz von der 1. Teleoconchwindung verdeckter Innenwindung, mit einem Durchmesser von 0,35-0,38 mm. Teleoconchwindungen mit schwach konvexen Seitenlinien, durch schräge Nähte rasch an Höhe gewinnend. Die abgeschrägte Rampe wird abapikal durch eine Furche begrenzt.

Beschreibung: Das größte Exemplar mit 2 Teleoconchwindungen ist 1,50 mm hoch und 0,77 mm breit. Der Protoconch ist medioaxial, die innere Windung wird fast ganz von der 1.Teleoconchwindung verdeckt. Er ist glatt, sein Durchmesser beträgt 0,35-0,38 mm. Das Gehäuse ist schlank, durch die nahezu geraden und einander fast parallelen Seitenlinien zylinderförmig. Durch die sehr schräg verlaufende Naht gewinnen die Windungen rasch an Höhe. Eine deutliche abgeschrägte Rampe ist ausgebildet. Sie wird auf der 1. Teleoconchwindung abapikal durch eine Kante begrenzt, auf die eine deutliche Spiralfurche folgt. Auf der 2. Teleoconchwindung wird die Furche breiter und ihre Begrenzungen unschärfer. Eine weitere Skulptur fehlt bis auf teilweise etwas betonte Anwachslinien. Die Basis ist stark konvex, nicht abgesetzt, imperforat. Die Anwachslinien verlaufen in einem flachen prosocyrten Bogen über die Windung und biegen nahe der Basismitte stärker rückwärts um. Im Bereich von Rampe und begrenzender Furche bilden sie einen kurzen opisthocyrten Bogen. Die Mündung ist stets beschädigt. Die Innenlippe ist im columellaren Bereich schwach umgeschlagen.

Beziehungen: Die Unterschiede zur *A. rara* siehe bei dieser.

Actaeonina rara n.sp.
Taf. 5, Fig. 5-6, 10

Derivatio nominis: lat. rarus - selten; nach der Seltenheit der Art.

Holotypus: Das auf Taf. 5, Fig. 5-6 und 10 abgebildete Exemplar (BSP 1998 II 72).

Locus typicus: Tongrube Kalchreuth bei Erlangen.

Stratum typicum: Oberes Pliensbachium (spinatum-Zone, apyrenum-Subzone).

Material: Es ist nur der Holotypus bekannt.

Diagnose: Protoconch transaxial. Teleoconchwindungen niedrig im Verhältnis zur Breite, mit etwa geraden Seitenlinien (zylindrische Form). Die schräge Rampe ist konkav eingetieft, etwas an der vorangegangenen Windung hochgezogen, abapikal von einer schwachen Furche begrenzt.

Beschreibung: Gehäuse relativ schlank mit einander stark umfassenden Windungen. Mit ca. 5 Teleoconchwindungen ist es 4,8 mm hoch und 1,9 mm breit. Ab der 2. Teleoconchwindung tritt eine ausgeprägte subsuturale schräge Rampe auf, wobei die Windungen einander deutlich angepreßt sind (an der vorhergehenden Windung etwas hochgezogen). Die Rampe wird seitlich von einem schwachen Wulst begrenzt. Die Flanken der Mittelwindungen wirken in ihrem sichtbaren Anteil annähernd zylindrisch, so daß die Schale insgesamt einen teleskopartig ineinander geschachtelten Eindruck vermittelt. Die Basis der Mittelwindungen ist konvex. Die Anwachslinien verlaufen prosocyrt und biegen unter der adapikalen Naht deutlich nach hinten um. Die Mündung ist länglich und scheint vorn mit einem deutlichen Ausguß versehen zu sein.

Der Protoconch ist heterostroph, von heliciformer Gestalt und umfaßt mindestens 2 Windungen. Er ist 0,32 mm hoch und 0,35 mm breit. Das Gewinde ist erhaltungsbedingt nur andeutungsweise zu sehen. Der Protoconch trägt keine erkennbare Skulptur. Die Achsen von Teleoconch und Protoconch bilden etwa einen rechten Winkel.

B e m e r k u n g e n : Der Verlauf der Anwachslinien im adapikalen Windungsdrittel ist nicht ganz zu klären. Sie biegen deutlich nach hinten um, doch ist das Ausmaß der Rückwärtsbiegung unklar. Es ist möglich, daß *Actaeonina rara* ein Vertreter der Gattung *Sinuarbullina* Gründel 1998 ist.

B e z i e h u n g e n : Die Art unterscheidet sich von der *Actaeonina domeria* durch die schlankere Gestalt, ihre angepreßten Windungen und den Winkel, den Teleoconch und Protoconch miteinander bilden (vgl. Nützel & Kiessling 1997). Im Habitus und durch die teleskopartigen Windungen gleicht die vorliegende Art der *A. moorei* Dumortier. Letztere hat eine stärker abgeschrägte Rampe ohne konkave Eintiefung, die abapikal von einer durch zwei Furchen begrenzten Spirale begrenzt wird. *Actaeonina* sp. 1 hat einen stärker herausgehobenen Protoconch, die 1. Teleoconchwindung ist höher im Verhältnis zur Breite, die Rampe ist abgeschrägter und nicht so ausgeprägt rinnig eingetieft. Möglicherweise handelt es sich um zwei Erhaltungsformen einer Art.

Actaeonina sp. 1
Taf. 5, Fig. 7-9

M a t e r i a l : 3 Exemplare (BSP 1998 II 73).

B e s c h r e i b u n g : Das größte Gehäuse mit reichlich 2 Teleoconchwindungen ist 1,34 mm hoch und 0,72 mm breit. Das Gehäuse ist ziemlich schlank. Die letzte Windung umfaßt reichlich 2/3 der Gesamthöhe. Der Protoconch ist etwa transaxial, stark herausgehoben (Embryonalgewinde weitgehend sichtbar) und hat einen Durchmesser von 0,29-0,31 mm. Die Grenze zum Teleoconch ist deutlich.

Windungen des Teleoconchs rasch an Höhe zunehmend, im Umriß deutlich konvex, mit apikaler Abschrägung (Rampe). Die Rampe ist mäßig breit, stark schräg gestellt, abapikal durch eine schmale Rippe begrenzt. Eine weitere Spirale liegt anscheinend auch direkt unter der apikalen Naht. Eine weitere Skulptur fehlt. Basis stark konvex, skulpturlos. Anwachslinien nicht erkennbar. Mündung schmal-tropfenförmig, mit gleichmäßig konvexer Außenlippe. Innenlippe mit stumpfwinklig aneinander stoßendem parietalem und columellarem Bereich, im columellaren Bereich etwas verbreitert und schwach umgeschlagen.

Gattung *Ovactaeonina* Cossmann 1895

B e m e r k u n g e n : Im Unterschied zu *Actaeonina* hat *Ovactaeonina* keine subsuturale Rampe. Der Windungsumriß ist meist deutlich konvex. Mit 6 (7?) in Kalchreuth nachgewiesenen Arten (von denen keine häufig ist) ist die Gattung die artenreichste des Fundortes.

Ovactaeonina franconica (Kuhn 1935)
Taf. 6, Fig. 1-7

v*1935 „*Chemnitzia*“ *amalthei* Qu. sp. var. *franconica* n. var. - Kuhn, S. 483, Taf. 18, Fig. 15, 18.

M a t e r i a l : 19 Exemplare vom Sendelbach bei Bamberg (BSP 1934 IV 34 sowie 1934 IV 509-526 = Originale und Belegmaterial zu Kuhn 1935) und 13 Exemplare von Kalchreuth (BSP 1998 II 74-75).

B e s c h r e i b u n g : Das KUHN'sche Original ist bei Ausbildung von 5,5 Teleoconchwindungen 9,8 mm hoch und 4,0 mm breit. Ein größeres Gehäuse ist mit reichlich 5 Teleoconchwindungen 10,5 mm hoch und 4,5 mm breit. Das Gehäuse ist insgesamt schlank, wirkt jedoch durch die stärker an Breite zunehmende letzte Windung relativ breit. Der Protoconch ist fast transaxial, glatt, klein mit einem Durchmesser von 0,34-0,36 mm. Er ist etwas trochospiral und ziemlich herausgehoben; die Innenwindung wird oberhalb der 1. Mittelwindung sichtbar.

Die Windungen des Teleoconchs nehmen rasch an Höhe zu. Ihr Seitenumriß ist deutlich und etwas unsymmetrisch konvex. Die Nähte sind leicht eingetieft. Eine subsuturale Rampe fehlt. Die letzte Windung umfaßt mehr als die Hälfte der Gesamthöhe. Es werden einige schwache Spiralfurchen ausgebildet, die nicht immer (erhaltungsbedingt?) erkennbar sind. Sie variieren in Zahl und Anordnung. Mehrere dicht beieinander liegende sind meist unter der adapikalen Naht erkennbar, einige weitere sind in weiten, unregelmäßigen Abständen über die übrige Schalenoberfläche verteilt.

Basis stark konvex, nicht abgesetzt. Die Schalenoberfläche wird durch die etwas betonten Anwachslinien aufgerauht. Diese verlaufen in einem gleichmäßigen, schwach prosocyrten Bogen bis zur Basismitte. Nur direkt unter der apikalen Naht bilden sie einen kurzen schwach opisthocyrten Abschnitt. Mündung unvollkommen erhalten, langgestreckt-tropfenförmig mit apikaler Zuspitzung und abapikaler Rundung. Außenlippe gleichmäßig konvex. Innenlippe im columellaren Bereich schwach umgeschlagen.

B e m e r k u n g e n : Im KUHN'schen Originalmaterial ist an drei Exemplaren der heterostrophe Protoconch erhalten. Auch an seinem Original ist zumindest erkennbar, daß die Gehäusespitze winklig zum übrigen Gehäuse steht (vom Protoconch ist nur der Ansatz erhalten). Von der *Melania amalthei* QUENSTEDT sind bisher nur Steinkerne bekannt (BRÖSAMLEN 1909, S. 281). Eine Klärung der Beziehungen dieser nur sehr unvollkommen bekannten Art (wohl als nomen dubium zu behandeln) zur KUHN'schen *O. franconica* ist daher kaum möglich. Durch die für süddeutsche Verhältnisse gut erhaltenen Schalenexemplare des KUHN'schen Materials wird seine „var. *franconica*" jedoch sicher faßbar. Da KUHN keinen Holotypus festgelegt hat, wird hier sein Original zur Taf. 18, Fig. 15, 18 (das KUHN von den übrigen Exemplaren getrennt aufbewahrt hat, BSP 1934 IV 34) zum Lectotypus bestimmt.

B e z i e h u n g e n : Die sehr ähnliche *O. abdominiformis* ist kleinwüchsiger, ihr Protoconch wird von der 1. Mittelwindung etwas stärker überdeckt, es fehlt die Spiralskulptur; das Gehäuse ist (gleiche Wachstumsstadien verglichen) breiter und die Windungen sind nicht so hoch.

Ovactaeonina sendelbachensis (KUHN 1936)
Taf. 6, Fig. 8-11

*v1936 *Pseudomelania sendelbachensis* n.sp. - KUHN, S. 294; Taf. 12, Fig. 31; Taf. 13, Fig. 9
v1997 *Actaeonina (Ovactaeonina)* cf. *sendelbachensis* (KUHN) - NÜTZEL & KIESSLING, S. 397; Taf. 38, Fig. 5-6; Taf. 39, Fig. 1-2

M a t e r i a l : 9 Exemplare (1998 II 76-77).

B e s c h r e i b u n g : Die schlank hochturmförmige Schale wurde bereits von NÜTZEL & KIESSLING beschrieben. Nunmehr liegen einige besser erhaltene Exemplare vor, die insbesondere die Heterostrophie des kleinen Protoconchs besser zeigen. Die Heterostrophie tritt bei dieser Art deutlicher in Erscheinung, wenn der Protoconch steinkernartig erhalten ist (Taf. 6, Fig. 10-11). Der Direktvergleich unseres Materials mit dem Originalmaterial von KUHN erbrachte zweifelsfrei, daß es sich um dieselbe Art handelt. KUHNs Original stammt aus dem Amaltheenton vom Sendelbach bei Bamberg. Es umfaßt etwa 5 Windungen, ist 5 mm hoch und 2 mm breit. Das Stück ist leicht platt gedrückt. Der Apex ist abgerieben. KUHNs Beobachtung

einer „plattformartigen Absetzung" an der Sutur ist ein erhaltungsbedingtes und offensichtlich primär nicht vorhandenes Phänomen.

Ovactaeonina abdominiformis SCHRÖDER 1995
Taf. 6, Fig. 12; Taf. 7, Fig. 1

*v1995 *Actaeonina (Ovactaeonina) abdominiformis* n.sp. - SCHRÖDER, S. 68; Taf. 12, Fig. 1-5; Taf. 15, Fig. 6
v1997 *Actaeonina (Ovactaeonina) abdominiformis* SCHRÖDER - NÜTZEL & KIESSLING, S. 396, Taf. 37, Fig. 4-6

B e m e r k u n g e n : Um einen vollständigen Überblick über die bisher von Kalchreuth bekannte Gastropoden-Fauna zu geben, wird auch diese Art hier noch einmal abgebildet. Es wurden von ihr weitere 16 Exemplare gefunden Von diesen werden 2 in München hinterlegt (BSP 1998 II 78-79).

Ovactaeonina malzi SCHRÖDER 1995
Taf. 7, Fig. 2-4

v*1995 *A. (Ovactaeonina) malzi* n.sp. - SCHRÖDER, S. 67; Taf. 11, Fig. 16-20

M a t e r i a l : 6 Exemplare (BSP 1998 II 80).

B e s c h r e i b u n g : Das größte vorliegende und fotografierte Exemplar ist bei 3 Teleoconchwindungen 2,3 mm hoch und 1,0 mm breit. Protoconch medioaxial, klein, glatt, mit einem Durchmesser von 0,22-0,25 mm. Seine Innenwindung wird von der 1. Teleoconchwindung ganz verdeckt.

Gehäuse mäßig schlank. Teleoconchwindungen konvex (z.T. mit fast geradem Mittelteil), durch schräge Nähte schnell an Höhe zunehmend. Nähte flach eingesenkt. Eine Skulptur fehlt. Die Anwachslinien bilden einen schwach prosocyrten Bogen von der adapikalen Naht bis zum Basiszentrum. Mündung stets beschädigt, langoval. Innenlippe im columellaren Bereich etwas abgelöst.

B e m e r k u n g e n : Die süddeutschen Exemplare sind im Durchschnitt etwas schlanker mit höheren Windungen als die norddeutschen. Weitere Unterschiede konnten nicht erkannt werden.

B e z i e h u n g e n : Die ähnliche *A. abdominiformis* (siehe NÜTZEL & KIESSLING 1997) hat ein breiteres Gehäuse mit stark konvexen Windungen und nicht so schrägen Nähten. Der Protoconch ist deutlich größer, transaxial, mit teilweise sichtbarer Innenwindung. Die Unterschiede zur *O. kalchreuthensis* siehe bei dieser.

Ovactaeonina kalchreuthensis n.sp.
Taf. 7, Fig. 5-8

v1997 *Actaeonina (Ovactaeonina)* sp. 1 - NÜTZEL & KIESSLING, S. 397, Taf. 37, Fig. 1-3

D e r i v a t i o n o m i n i s : Benannt nach dem Locus typicus.

H o l o t y p u s : Das auf Taf. 7, Fig. 5-6 abgebildete Exemplar (BSP 1998 II 81).

L o c u s t y p i c u s : Tongrube Kalchreuth bei Erlangen.

S t r a t u m t y p i c u m : Oberes Pliensbachium (spinatum-Zone, apyrenum-Subzone).

P a r a t y p e n : 5 Exemplare von Kalchreuth; aus zeitgleichen Schichten 4 Exemplare von

der Kläranlage Staffelstein und 5 Exemplare von Unterstürmig (alte Grube) (Material Winkler); BSP 1998 II 82-92.

Diagnose: Protoconch transaxial, weit herausgehoben, mit einem Durchmesser von ca. 0,3 mm. Gehäuse klein und schlank. Teleoconchwindungen wenig konvex, fast zylindrisch.

Beschreibung: Ein Exemplar mit knapp 4 Teleoconchwindungen ist 2,4 mm hoch und 0,9 mm breit; die Art wird noch etwas größer. Protoconch glatt, transaxial, meist weit herausgehoben (Innenwindung großenteils sichtbar; manchmal nur deren oberster Teil), etwas trochospiral. Sein Durchmesser beträgt 0,27-0,31 mm. Gehäuse klein, schlank. Der Windungsumriß ist nur wenig konvex, fast zylindrisch, nur adapikal etwas stärker einwärts gebogen (eingetiefte Nähte). Eine Skulptur fehlt bis auf manchmal leicht betonte Anwachslinien, die prosocyrt verlaufen. Innenlamelle im columellaren Bereich etwas abgelöst.

Beziehungen: *O. malzi* hat einen kleineren, nicht so herausgehobenen und medioaxialen Protoconch, das Gehäuse ist breiter, die Windungen sind stärker konvex. Die in der Ausbildung des Protoconchs ähnliche *O. abdominiformis* hat ein deutlich breiteres Gehäuse und stark konvexe Windungen. *O. franconica* ist sehr viel größer und hat eine Skulptur aus Spiralfurchen.

Ovactaeonina sp. 1
Taf. 7, Fig. 9-10

Material: 6 Exemplare (BSP 1998 II 93).

Beschreibung: Das fotografierte Exemplar ist 2,2 mm hoch und 1,1 mm breit bei Ausbildung von 3 Teleoconchwindungen. Der medioaxiale Protoconch hat einen Durchmesser von 0,26-0,31 mm. Seine Innenwindung wird nahezu ganz von der 1. Mittelwindung verdeckt. Die Windungen des Teleoconchs sind konvex, die Nähte eingetieft. Eine Skulptur fehlt. Das Gehäuse ist mäßig breit bis schlank. Die Anwachslinien bilden einen flach prosocyrten Bogen und sind nur nahe der Basismitte stärker rückwärts gebogen. Die stets beschädigte Mündung ist langoval mit abapikaler Rundung.

Beziehungen: *O. abdominiformis* und *O. kalchreuthensis* haben einen deutlich stärker herausgehobenen, transaxialen Protoconch. Bei der ersteren ist das Gehäuse zudem breiter, bei der letzteren schlanker. *O.malzi* hat einen deutlich kleineren Protoconch, dessen Innenwindung gar nicht sichtbar wird.

Familie Sulcoactaeonidae Gründel 1998

Gattung *Sulcoactaeon* Cossmann 1895

Sulcoactaeon? sp. 1
Taf. 7, Fig. 11-12

Material: 1 Exemplar (BSP 1998 II 94).

Beschreibung: Das einzige vorliegende Exemplar ist verdrückt. Bei Ausbildung von 2,5 Teleoconchwindungen ist es 4,2 mm hoch (die Breite ist wegen der Verdrückung nicht zu ermitteln). Der Protoconch ist stark überkippt, fast coaxial. Seine apikale Seite wird völlig von der 1. Teleoconchwindung verdeckt. Er ist glatt, sein Durchmesser beträgt etwa 0,6 mm (Wert wegen der Verdrückung wohl zu groß). Die Grenze zum Teleoconch ist scharf.

Teleoconchwindungen stark konvex, mit tief eingesenkten Nähten, aber ohne Rampe. Sie sind ganz mit mehr als 10 (genaue Anzahl nicht zu ermitteln) schmalen Spiralfurchen mit etwa gleichen Abständen bedeckt, die durch breitere Zwischenräume getrennt sind. Auch die

konvexe, nicht abgesetzte Basis ist in gleicher Weise skulpturiert. Der Verlauf der Anwachslinien ist nicht erkennbar. Mündung stark beschädigt. Innenlippe im columellaren Bereich etwas abgelöst, im Basiszentrum wohl etwas verbreitert. Eine Nabelritze ist anscheinend ausgebildet.

3. Abschließende Bemerkungen

Die beschriebenen Gastropoden-Arten stammen alle aus den obersten Bereichen der in der Tongrube Kalchreuth derzeitig aufgeschlossenen Schichtenfolge. Nach Ammonitenfunden sind die Tone und Knollenlagen in das obere Pliensbachium (spinatum-Zone; apyrenum-Subzone) einzustufen. Die erste Bearbeitung der Gastropoden durch NÜTZEL & KIESSLING (1997) konnte 10 Arten genauer fassen. Weitere Aufsammlungen in der gleichen Tongrube sowie die Auswertung des den Verfassern in dankenswerter Weise überlassenen Materials der Sammler K. WEISS, A. WINKLER und G. BARTHELMESS vom gleichen Fundort führten zum Nachweis weiterer 16 Arten, so daß insgesamt 26 Arten vorliegen. Nicht auswertbare Funde zeigen, daß mit noch weiteren Arten zu rechnen ist. Die Mehrzahl der in dieser Arbeit beschriebenen Arten ist selten und kleinwüchsig. Die kleinen Arten wurden offensichtlich in früheren Bearbeitungen übersehen oder nicht erfaßt; sie sind zum großen Teil neu. Das oftmals nur geringe vorliegende Material und die mäßige Erhaltung sind Ursache der relativ häufigen Verwendung der offenen Nomenklatur. Die von NUTZEL & KIESSLING dargelegten Besonderheiten der Faunenzusammensetzung (ca. 90 % aller Individuen sind 3 Arten zuzuordnen) werden durch die Neufunde nicht verändert.

Folgende Zusammenstellung gibt einen vollständigen Überblick über die gefundenen Arten.

Archaeogastropoda
- *Pleurotomaria amalthei* QUENSTEDT 1858
- *Sisenna canalis* (v. MÜNSTER 1844)
- *Ptychomphalus expansus* (SOWERBY 1821)?
- Archaeogastropode (Pleurotomarioidea?) gen. et sp. inc.
- *Eucyclus elegans* (v. MÜNSTER 1844)
- *Eucyclus dunkeri* (GOLDFUSS 1844)

Caenogastropoda
- *Rhynchocerithium? kochi* (v. MÜNSTER 1844)
- *Xystrella?* sp. 1
- *Xystrella?* sp. 2
- *Kalchreuthia frankei* (KUHN 1936)
- *Levipleura blainvillei* (v. MÜNSTER 1844)
- Ptenoglosser Protoconch

Heterostropha
- *Usedomella* n.sp.
- *Neodonaldina sinuata* n.sp.
- *Actaeonina submoorei* KUHN 1936
- *Actaeonina domeria* n.sp.
- *Actaeonina obliquata* n.sp.
- *Actaeonina rara* n.sp.
- *Actaeonina* sp. 1
- *Ovactaeonina franconica* (KUHN 1935)
- *Ovactaeonina sendelbachensis* (KUHN 1936)
- *Ovactaeonina abdominiformis* SCHRÖDER 1995

Ovactaeonina malzi SCHRÖDER 1995
Ovactaeonina kalchreuthensis n.sp.
Ovactaeonina sp. 1
Sulcoactaeon? sp. 1

Nach der Individuenzahl überwiegen in der Fauna die Caenogastropoda mit den beiden häufigen Arten *Levipleura blainvillei* und *Kalchreuthia frankei*. Vergleichbar häufig wird nur noch *Actaeonina domeria*. Betrachtet man jedoch die Artenzahl, dann sind die Heterostropha mit 14 Arten das bestimmende Faunenelement (und in dieser Unterklasse die Opisthobranchia mit 12 Arten). Diese 14 Arten verteilen sich auf lediglich 5 Gattungen, von denen 3 mit nur einer Art vertreten sind. *Actaeonina* konnte mit 5 Arten, *Ovactaeonina* sogar mit 6 Arten nachgewiesen werden. Die Opisthobranchia befinden sich im Lias Süddeutschlands offensichtlich in einer Phase erhöhter phylogenetischer Wandlung, was vor allem auf unterer taxonomischer Ebene seinen Niederschlag findet. Besonders evolutionsfreudig sind anscheinend die Vertreter der Cylindrobullinidae.

Eine oberflächliche Überprüfung des etwa altersgleichen Amaltheentons von Unterstürmig (alte und neue Grube) erbrachte ein ähnliches Artenspektrum wie in Kalchreuth. In Schlämmproben stellen *L. blainvillei, K. frankei* und *A. domeria* auch in Unterstürmig die meisten Individuen. Jedoch scheint *K. frankei* in Unterstürmig die häufigste Art zu sein, während in der Kalchreuther Grube *L. blainvillei* dominiert.

Schriftenverzeichnis

BANDEL, K. (1991): Über triassische „Loxonematoidea" und ihre Beziehungen zu rezenten und paläozoischen Schnecken. - Paläont. Z., **65**: 239-268, 52 Abb.: Stuttgart.

BANDEL, K. (1992): Über Caenogastropoda der Cassianer Schichten (Obertrias) der Dolomiten sowie ihre taxonomische Bewertung. - Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg, **73**: 37-97, 12 Taf.: Hamburg.

BANDEL, K. (1996): Some heterostrophic gastropods from Triassic St. Cassian Formation with a discussion on the classification of the Allogastropoda. - Paläont. Z., **70**: 325- 365, 18 Abb.: Stuttgart.

BRÖSAMLEN, R. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden des schwäbischen Jura. - Palaeontogr., **56**: 177-321, Taf. 17-22: Stuttgart.

DUMORTIER, E. (1869): Études paléontologiques sur les dépots jurassiques du Bassin du Rhone. Troisième Partie: Lias moyen. - 348 S., 45 Taf.: Paris.

FISCHER, J.-C. & WEBER, CH. (1997): Révision critique de la paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny. Vol. II: Gastropodes Jurassiques. - 300 S., 38 Taf.: Paris (Masson).

GOLDFUSS, A. (1844): Petrefacta Germaniae, Teil 3. - 21-128, Taf. 172-200: Düsseldorf.

GRÜNDEL, J. (1974): Gastropoden aus dem Dogger. II. Procerithiidae. - Zeitschr. geol. Wiss., **2**: 831-851, 2 Taf.: Berlin.

GRÜNDEL, J. (1990): Gastropoden aus Callov-Geschieben aus dem Norden der DDR. I. Procerithiinae und Mathildidae. - Zeitschr. geol. Wiss., **18**: 763-773, 1 Taf.: Berlin.

GRÜNDEL, J. (1998): Heterostropha (Gastropoda) aus dem Dogger Norddeutschlands und Nordpolens. II. Weitere Allogastropoda. - Freib. Forsch.-H., C 474: 1-37, 7 Taf.: Freiberg.

HAAS, O. (1953): Mesozoic invertebrate faunas of Peru. - Am. Mus. Nat. Hist., Bull., **101**: 328 S., 18 Taf.: New York.

HUDLESTON, W. H. (1887-1896): A monograph of the British Jurassic Gasteropoda. Part I: A monograph of the Inferior Oolite Gasteropoda. - Palaeontogr. Soc. Monogr., **40-50**: 514 S., 44 Taf. London.

KUHN, O. (1935): Die Fauna des untersten Lias δ (Gibbosus-Zone) aus dem Sendelbach im Hauptsmoorwald östlich Bamberg. - N. Jb. Min. Geol. Paläont., Abt. B, Beil.-Bd. **73**: 465-493, Taf. 18: Stuttgart.

KUHN, O. (1936): Die Fauna des Amaltheentons (Lias δ) in Franken. - N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd. **75**: 231-311, 6 Taf.: Stuttgart.

MCDONALD, A. J. & TRUEMAN, A. E. (1921): The evolution of certain Liassic gastropods, with special reference to their use in stratigraphy. - Quart. J. Geol. Soc. London, **77**: 297-344, 1 Taf.: London.

Nützel, A. (1998): Über die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). - Berliner geowiss. Abh., E, **26**, 1-229, 35 Taf.: Berlin.

Nützel, A. & Kiessling, W. (1997): Gastropoden aus dem Amaltheenton (oberes Pliensbachium) von Kalchreuth. - Geol. Bl. NO-Bayern, **47**: 381-414, Taf. 34-39: Erlangen.

Phillips, J. (1829): Illustrations of the Geology of Yorkshire; or a description of the strata and organic remains of the Yorkshire coast, Part I. - 192 S., 24 Taf.: York.

Quenstedt, F.A. (1856-1858): Der Jura. - Text + Atlas, 842 S., 100 Taf.: Tübingen (H. Laupp).

Quenstedt, F.A. (1881-1884): Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, Band 7: Gasteropoden. - 867 S., Taf. 185-218: Leipzig (Fues's).

Schlosser, M. (1901): Die Fauna des Lias und Dogger in Franken und der Oberpfalz. - Zeitschr. deutsch. geol. Ges., **53**: 513-569, 1 Taf.: Berlin.

Schröder, M. (1995): Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen. - Palaeontogr., Abt. A, **238**: 1-95, 15 Taf.: Stuttgart.

Sieberer, K. (1907): Die Pleurotomarien des schwäbischen Jura. - Palaeontogr., **54**: 1-68, 5 Taf., Stuttgart.

Tate, R. & Blake, J.F. (1876): The Yorkshire Lias. - 475 S., 19 Taf.: London.

Tracey, S.; Todd, J.A. & Erwin, D.H. (1993): Mollusca: Gastropoda. - In: Benton, M.J. (ed.): The fossil record 2 (chapter 8) - 131-167: London.

Walther, H. (1951): Jurassische Mikrofossilien, insbesondere Gastropoden, am Südrand des Hils. - Paläont. Zeitschr., **25**: 35-106, 5 Taf.: Stuttgart.

Wilson, E. & Crick, W.D. (1889): The Lias marlstone of Tilton, Leicestershire. - Geol. Mag. (3) **6**: 296-305, 337-342, 2 Taf.: London.

Tafelerläuterungen

Alle Originale stammen, sofern nicht anders angegeben, aus dem Amaltheenton (oberes Pliensbachium, spinatum-Zone, apyrenum-Subzone) der Tongrube Kalchreuth und den Sammlungen der Verfasser. Sie sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München hinterlegt (Ausnahmen sind angeführt).

Tafel 1

Fig. 1-2: *Pleurotomaria amalthei* QUENSTEDT 1858 (Sammlung BARTHELMESS).
Basal- und Seitenansicht, ca. natürliche Größe.

Fig. 3-4: *Sisenna canalis* (v. MÜNSTER 1844) (BSP 1998 II 1, leg. WEISS).
Seiten- und Dorsalansicht, x 12.

Fig. 5: *Sisenna canalis* (v. MÜNSTER 1844) (BSP 1998 II 2, leg. WEISS).
Skulpturdetail, x 33.

Fig. 6-7: *Ptychomphalus expansus* (SOWERBY 1821)? (BSP 1998 II 4).
6 = Dorsalansicht, x 15.
7 = Protoconchbereich, x 62.

Fig. 8-9: *Ptychomphalus expansus* (SOWERBY 1821)? (BSP 1998 II 3, leg. WEISS).
Dorsal- und Seitenansicht, x 4.

Tafel 2

Fig. 1-3: Archaeogastropode (Pleurotomarioidea?) gen. et sp. inc. (BSP 1998 II 5).
1-2 = Seiten- und Dorsalansicht, x 50.
3 = Protoconch, x 120.

Fig. 4-5: *Eucyclus elegans* (v. MÜNSTER 1844) (BSP 1998 II 6, leg. WEISS).
4 = Seitenansicht, x 6.
5 = Basalansicht, x 7.

Fig. 6-7: *Eucyclus dunkeri* (GOLDFUSS 1844) (BSP 1998 II 7, leg. WEISS).
Seiten- und Basalansicht, x 5.

Fig. 8: *Rhynchocerithium? kochi* (v. MÜNSTER 1844), juveniles Exemplar (BSP1998 II 11).
Protoconch in Seitenansicht, x 25.

Fig. 9-10: *Rhynchocerithium? kochi* (v. MÜNSTER 1844), juveniles Exemplar (BSP 1998 II 12) .
9 = Dorsalansicht, x 23.
10 = Protoconchspitze, x 115.

Tafel 3

Fig. 1: *Rhynchocerithium? kochi* (v. Münster 1844), juveniles Exemplar (BSP 1998 II 12). Skulpturdetail des Protoconchs, x 130.

Fig. 2-3: *Kalchreuthia frankei* (Kuhn 1936). Original zu Nützel & Kiessling 1997, Taf. 35, Fig. 5-7 (BSP 1998 II 25).
2 = Seitenansicht, x 25.
3 = Protoconch, x 105.

Fig. 4-5: *Xystrella?* sp. 1 (BSP 1998 II 18). Seiten- und Basalansicht, x 9.

Fig. 6-7: *Xystrella?* sp. 2 (BSP 1998 II 19). Seiten- und Basalansicht, x 8.

Fig. 8-9: *Levipleura blainvillei* (v. Münster 1844) (Sammlung Nützel).
Zwei Seitenansichten des größten bekannten Exemplars, x 6 bzw. x 5.

Fig. 10: *Levipleura blainvillei* (v. Münster 1844) (Sammlung Barthelmess).
Seitenansicht eines Exemplars mit Mundsaum, x 5.

Fig. 11-12: Ptenoglosser Protoconch (Exemplar ging verloren).
11 = Dorsalansicht, x 66.
12 = Seitenansicht, x 60.

Tafel 4

Fig. 1-3 : *Neodonaldina sinuata* n.sp., Holotypus (BSP 1998 II 32); Original zu Nützel & Kiessling 1997, Taf. 39, Fig. 3-5.
1 = Seitenansicht, x 43.
2 = frühe Windungen in Seitenansicht, x 100.
3 = Protoconch von dorsal, x 145.

Fig. 4: *Usedomella* sp. (BSP 1998 II 31).
Seitenansicht, x 45.

Fig. 5-6: *Actaeonina submoorei* Kuhn 1936, Holotypus (BSP 1891 IV 548, Original zu Kuhn 1936, Taf. 12, Fig. 28), Lentersheim, oberes Pliensbachium (Lias δ).
Zwei Seitenansichten, x 7.

Fig. 7-8: *Actaeonina submoorei* Kuhn 1936?, juveniles Exemplar (BSP 1998 II 37).
7 = Seitenansicht, x 42.
8 = Dorsalansicht, x 50.

Fig. 9-10: *Actaeonina submoorei* Kuhn 1936?, juveniles Exemplar (BSP 1998 II 36).
9 = Seitenansicht, x 24.
10 = Gehäusespitze von der Seite, x 65.

Fig. 11-12: *Actaeonina obliquata* n.sp., Holotypus (BSP 1998 II 68).
Gehäuse in zwei Seitenansichten, x 35 und x 40.

Tafel 5

Fig. 1: *Actaeonina obliquata* n.sp., Holotypus (BSP 1998 II 68).
Gehäusespitze mit Protoconch, x 105.

Fig. 2-4: *Actaeonina domeria* n.sp., Holotypus (= Original zu KUHN 1935, Taf. 18, Fig. 10a-b; BSP 1934 IV 39); Sendelbach bei Bamberg, oberes Pliensbachium (spinatum-Zone).
2 = Dorsalansicht mit Protoconch, x 50.
3-4 = Gehäuse in zwei Seitenansichten, x 17 bzw. x 18.

Fig. 5-6, 10: *Actaeonina rara* n.sp., Holotypus (BSP 1998 II 72).
5 = Gehäusespitze in Seitenansicht, x 70.
6 = Teleoconchwindung in Seitenansicht, x 40.
10 = Gehäuse in Seitenansicht, x 13.

Fig. 7-9: *Actaeonina* sp. 1 (BSP 1998 II 73).
7 = Mündung, x 53.
8 = Gehäuse in Seitenansicht, x 49.
9 = Gehäusespitze mit Protoconch in Seitenansicht, x 110.

Tafel 6

Fig. 1: *Ovactaeonina franconica* (KUHN 1936), Paralectotypus (BSP 1934 IV 509), Sendelbach bei Bamberg, oberes Pliensbachium (Lias δ).
Seitenansicht eines Gehäuses, x 15.

Fig. 2-4: *Ovactaeonina franconica* (KUHN 1936) (BSP 1998 II 74).
2 = Gehäuse in Seitenansicht, x 10.
3 = Teleoconchwindungen, x 15.
4 = Gehäusespitze mit Protoconch, x 65.

Fig. 5-7: *Ovactaeonina franconica* (KUHN 1936) (BSP 1998 II 75).
5 = Gehäuse in Seitenansicht, x 23.
6-7 = zwei Seitenansichten der Gehäusespitze mit Protoconch, x 48 bzw. x 53.

Fig. 8-9: *Ovactaeonina sendelbachensis* (KUHN 1936) (BSP 1998 II 76).
8 = Seitenansicht eines Gehäuses, x 12.
9 = Teleoconchwindung mit Anwachslinien, x 38.

Fig. 10-11: *Ovactaeonina sendelbachensis* (KUHN 1936) (BSP 1998 II 77).
Gehäusespitze in Seiten- und Dorsalansicht, x 65.

Fig. 12: *Ovactaeonina abdominiformis* SCHRÖDER 1995 (BSP 1998 II 78).
Gehäuse in Seitenansicht, x 24.

Tafel 7

Fig. 1: *Ovactaeonina abdominiformis* Schröder 1995 (BSP 1998 II 79)
(Original zu Nützel & Kiessling 1997, Taf. 37, Fig. 5-6).
Protoconch in Seitenansicht, x 100.

Fig. 2-4: *Ovactaeonina malzi* Schröder 1995 (BSP 1998 II 80).
2 = Gehäuse in Seitenansicht, x 25.
3 = Gehäuse in Dorsalansicht, x 60.
4 = Gehäusespitze mit Protoconch in Seitenansicht, x 88.

Fig. 5-6: *Ovactaeonina kalchreuthensis* n.sp., Holotypus (BSP 1998 II 81).
5 = Gehäusespitze in Seitenansicht, x 90.
6 = Gehäuse in Seitenansicht, x 30.

Fig. 7: *Ovactaeonina kalchreuthensis* n.sp., Paratypus (BSP 1998 II 82);
Kläranlage Staffelstein, Lias δ (leg. Winkler).
Gehäuse in Seitenansicht, x 25.

Fig. 8: *Ovactaeonina kalchreuthensis* n.sp., Paratypus (BSP 1998 II 83)
(Original zu Nützel & Kiessling 1997, Taf. 37, Fig. 1-3).
Gehäuse in Seitenansicht, x 65.

Fig. 9-10: *Ovactaeonina* sp. 1 (BSP 1998 II 93).
9 = Gehäuse in Seitenansicht, x 30.
10 = Protoconch in Seitenansicht, x 135.

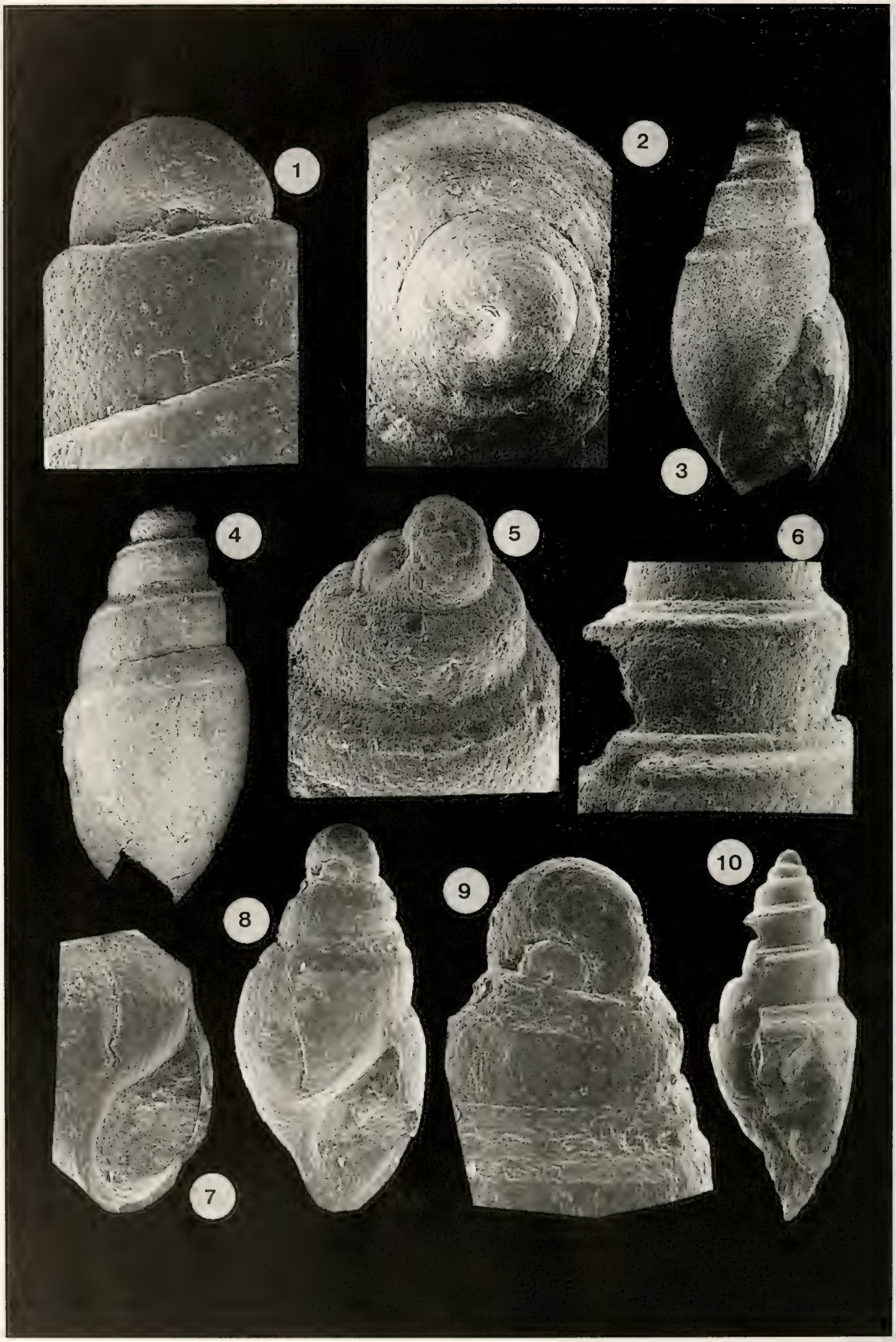
Fig. 11-12: *Sulcoactaeon?* sp. 1 (BSP 1998 II 94).
11 = Gehäuse in Seitenansicht, x 20.
12 = Gehäuse in Dorsalansicht, x 48.

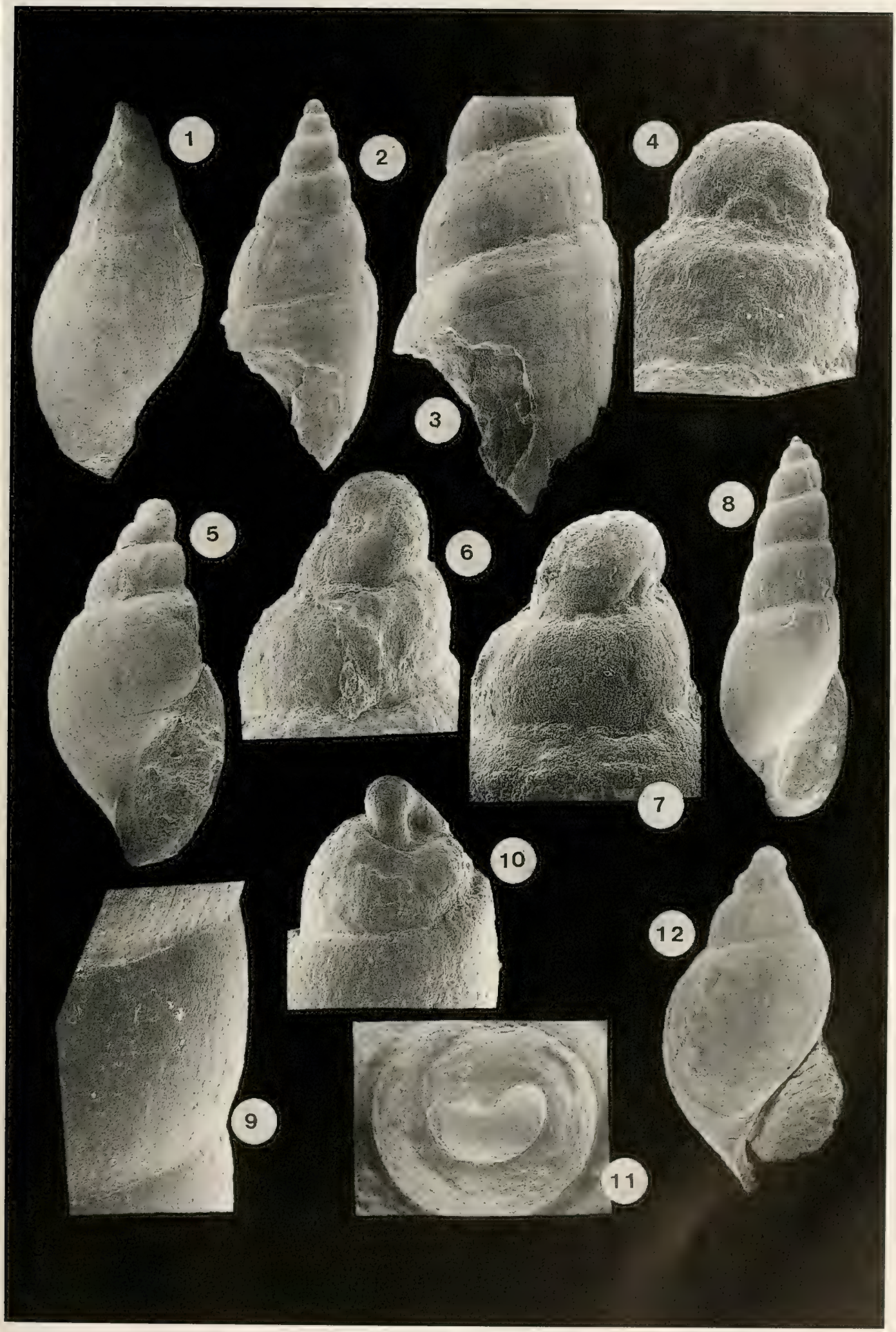
1
2
3
5
4
6
8
7
9

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Mitt. Bayer. Staatssig. Paläont. hist. Geol.	38	97–110	München, 15. 12. 1998

Ammoniten aus dem Oberen Jura des Nordiran

Von Kazem Seyed-Emami, Gerhard Schairer & Mohammad Mohammadi-Monfared*)

Mit 1 Abbildung, 1 Tabelle und 2 Tafeln

Kurzfassung

Aus der Lar- bzw. Mozduran-Formation (Oberer Jura) des Alborz bzw. Koppeh Dagh (Nordiran) werden von vier Lokalitäten (Emamzadeh-Hashem und Kuhe-Sharaf: Alborz und NW und NE Mashhad: Koppeh Dagh) Ammoniten folgender Gattungen/Untergattungen beschrieben: *Granulochetoceras*, ?*Cymaceras*, *Taramelliceras*, *Strebliticeras*, *Mirosphinctes*, *Epipeltoceras*, *Sutneria*, *Euaspidoceras*, *Aspidoceras* und *Ardescia*. Damit lassen sich Oxford und Unter- und Mittelkimmeridge belegen.

Abstract

Ammonites are described from the Lar and Mozduran Formation (Upper Jurassic) of the Alborz and Koppeh Dagh region (northern Iran). The material comes from Emamzadeh-Hashem and Kuhe-Sharaf (Alborz) and two localities NW and NE of Mashhad (Koppeh Dagh). The ammonites belong to the following genera and subgenera respectively: *Granulochetoceras*, ?*Cymaceras*, *Taramelliceras*, *Strebliticeras*, *Mirosphinctes*, *Epipeltoceras*, *Sutneria*, *Euaspidoceras*, *Aspidoceras*, and *Ardescia*. They indicate an Oxfordian and Early to Middle Kimmeridgian age.

Einleitung

Der Obere Jura weist im Nordiran eine große Verbreitung auf und besteht zumeist aus hellen, kliffbildenden Karbonatgesteinen, die die Morphologie der Landschaft prägen. Im Sedimentationsraum des Alborz wird der Obere Jura als Lar-Formation, im Raum des Koppeh Dagh als Mozduran-Formation bezeichnet (Abb. 1). Im Grund jedoch unterscheiden sich die beiden Formationen allein durch eine eher pelagische Ausbildung der Lar-Formation, während sich die Mozduran-Formation vor allem durch eine größere Mächtigkeit auszeichnet.

Die Lar-Formation (Assereto, 1966) besteht aus hellgrauen bis beigen, gut gebankten bis massigen, horsteinführenden Kalken, die eine Mächtigkeit von 300-400 m erreichen. Im Liegenden geht sie kontinuierlich aus den grauen Kalken und Mergeln der Dalichai-Formation hervor, im Hangenden können als Folge der jungcimmerischen Emersion ganze Schichtpakete fehlen. An einigen Stellen, wo die Erosion nicht tief griff, reicht die Lar-Formation kontinu-

* Prof. Dr. K. Seyed-Emami, University of Tehran, Faculty of Engineering, P.O. Box 11365-4563, Tehran, Iran; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; M. Mohammadi-Monfared, Kashan, Iran.

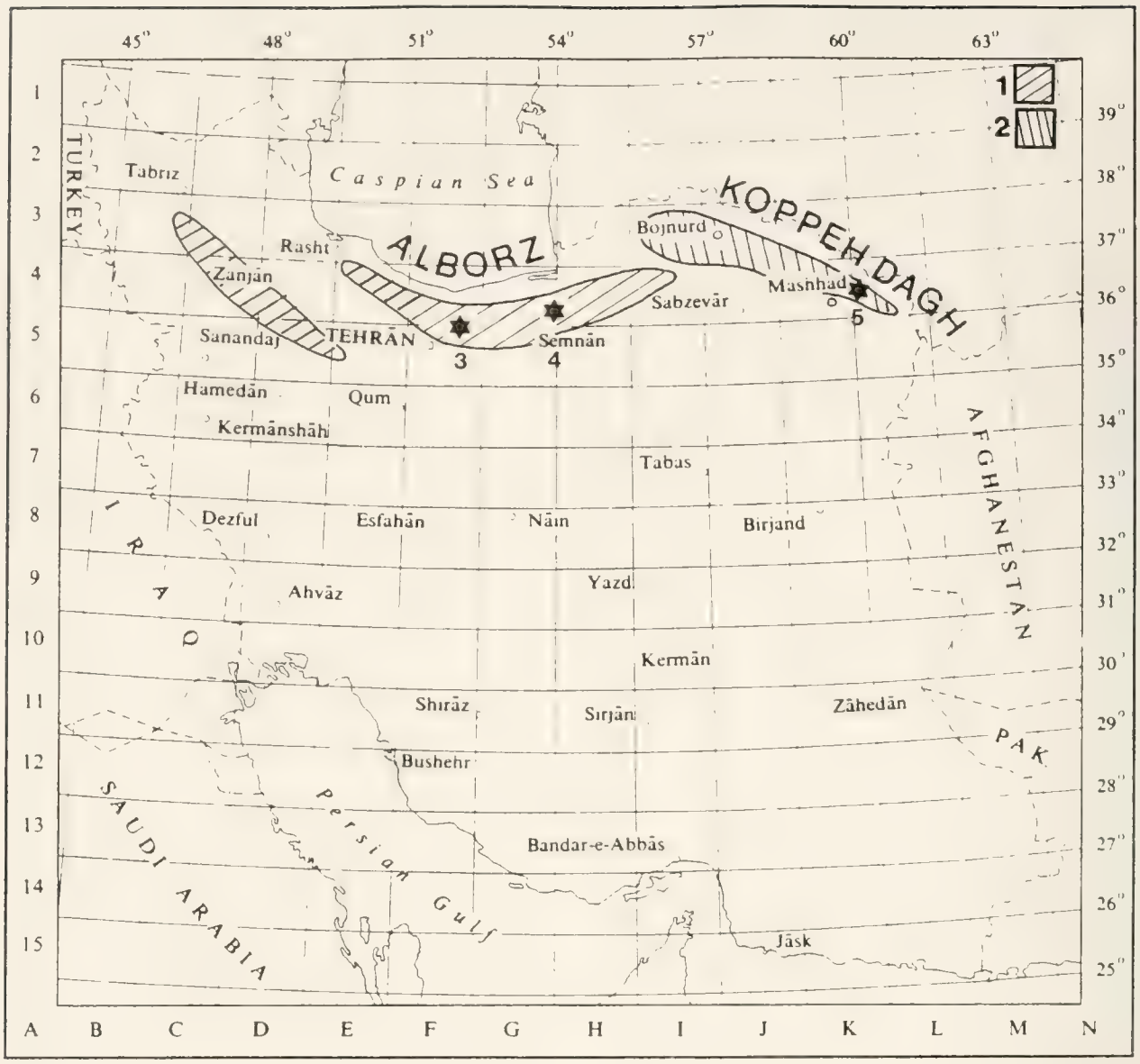


Abb. 1: Verbreitung der Lar- und Mozduran-Formation im Iran. 1: Lar-Formation; 2: Mozduran-Formation; 3: Emamzadeh-Hashem; 4: Kuhe-Sharaf; 5: NE Mashhad.

ierlich bis in die untere Kreide (Neokom), wie etwa bei Kuhe-Sharaf, NE Semnan (MOHAMMADI-MONFARED, 1997; unveröffentlichte Diplomarbeit).

Die Mozduran-Formation ist die analoge Einheit des Oberen Jura im Sedimentationsraum des Koppeh Dagh (NE-Iran; AFSHAR-HARB, 1979; 1994). Ähnlich wie die Lar-Formation besteht sie aus hellen, kliffbildenden Kalken, die kontinuierlich aus den grauen Kalken und Mergeln der Chaman-Bid-Formation (analog zur Dalichai-Formation im Alborz) hervorgehen. Ihre Mächtigkeit schwankt zwischen einigen hundert bis über tausend Meter. Im Hangenden wird sie von den roten, gipsführenden Sandsteinen und Mergeln der Shurijeh-Formation überlagert.

Beide Formationen führen stellenweise eine reiche Ammonitenfauna, die bislang nur wenig bekannt ist. Eine Zusammenfassung darüber ist in ASSERETO et al. (1968, Tab. 9) zu finden (s.a. FANTINI SESTINI & ASSERETO, 1970).

Die hier beschriebenen Ammoniten erbrachten sporadische Aufsammlungen in der Lar-Formation bei Emamzadeh-Hashem (ca. 80 km NE Tehran) sowie Kuhe-Sharaf (ca. 60 km NE Semnan) und in der Mozduran-Formation ca. 30 km NE Mashhad sowie NW Mashhad (SE Koppeh Dagh).

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsvorhabens der Universität Tehran, des Geological Survey of Iran und des Universitätsinstituts für Paläontologie und historische Geologie, München. Diesen Institutionen möchten wir für ihr Entgegenkommen danken. Danken möchten wir auch Herrn Prof. Dr. F. T. Fürsich, Würzburg, für Korrekturen. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. Bergmeier, die Zeichenarbeiten von Herrn K. Dossow, München, ausgeführt. Das Material wird vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
EK	Anzahl der Externknoten auf 1 Umgang
IK/2	Anzahl der Internknoten auf 1/2 Umgang
Nw%	Nabelweite in % des Dm
SR	Anzahl der Sekundärrippen auf 10 UR
UR	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1 Umgang
UR/2	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1/2 Umgang
Wb%	Windungsbreite in % des Dm
Wh%	Windungshöhe in % des Dm

Beschreibung der Ammoniten

Ochetoceras (Granulochetoceras) cristatum Dieterich
Taf. 1, Fig. 2

v 1940 *Ochetoceras cristatum* n. sp. - Dieterich: 27; Taf. 1, Fig. 1-3.
v 1964 *Ochetoceras (Granulochetoceras) cristatum* Dieterich - Höroldt: 81; Taf. 6, Fig. 1-2.

M a t e r i a l. Ein verdrückter, z. T. abgewitterter und etwas unvollständig erhaltener Steinkern. Lar-Formation, nördlich Emamzadeh-Hashem, Zentralalborz.

B e s c h r e i b u n g. Obwohl das Exemplar nur mäßig erhalten ist, läßt sich ein gewellter Hohlkiel erkennen, auf dem an manchen Stellen eine feine Zähnelung angedeutet ist. Etwa auf Flankenmitte verläuft ein relativ breiter und tiefer Lateralkanal.

Der nabelwärts des Lateralkanals gelegene Flankenteil ist mit kräftigen, stumpfen, sich gegen extern verbreiternden Rippen bedeckt, die direkt am Lateralkanal nach vorn ausgelenkt erscheinen. Der externe Flankenteil weist auf dem vorderen Teil der letzten Windung weitstehende, kräftige, stumpf erscheinende, konkave Rippen auf, die sich in der Nähe der Externseite biplikat teilen. Zwischen diesen Spaltrippen befinden sich meist drei Schaltrippen. Auf dem hinteren Teil der letzten Windung sind die einzelnen kräftigen Rippen kürzer und erscheinen z.T. knotenförmig verdickt. Einige Externrippen ziehen bis an den Lateralkanal, wodurch ein dichteres Berippungsbild entsteht.

V o r k o m m e n. Nach Höroldt (1964: 82) kommt die Art im Oberoxford, Planula-Zone, vor. Ähnliche Arten scheinen noch im Unterkimmeridge, Platynota-Zone, vertreten zu sein.

?Cymaceras (?) sp.
Taf. 1, Fig. 1

M a t e r i a l. Ein fast vollständig erhaltener, etwas abgewitterter Steinkern. Mozduran-Formation, 30 km NE Mashhad, Koppeh Dagh. Leg. Frau Rayis Alsadat.

Merkmalswerte von ?*Cymaceras* (?) sp.

Dm	Nw%	Wh%
25	34	33

Beschreibung. Das Exemplar (Enddurchmesser 25 mm) besitzt eine Endwohnkammer, die 1/2 Umgang einnimmt (Enddurchmesser des Phragmokons: 17 mm). Der vom übrigen Gehäuse durch eine Furche abgesetzte Mundsaum ist auf einer Seite erhalten und weist eine etwas gegen den Nabel verlagerte Apophyse auf. Extern ist eine „Kapuze" ausgebildet.

Die letzte Windung beginnt kurz vor Ende des Phragmokons (bei ca. 16 mm Durchmesser) deutlich zu egredieren. Der Windungsquerschnitt der letzten Windung ist schlank, hochoval. Auf dem hinteren Teil der Endwindung sitzt der Externseite ein lateral gewellter Kiel auf (bis 18 mm Durchmesser), dessen Wellen das Gehäuse kaum beeinflussen. Auf der vorderen Hälfte der Endwindung löst sich der Kiel in spiral ausgelenkte Knoten auf, die auf dem vordersten Teil etwas schwächer werden. Kurz vor der Mündung ist schließlich nur noch ein feiner Kiel vorhanden.

Die Berippung besteht auf dem Phragmokon aus weitstehenden, kräftigen, stumpfen Umbilikalrippen, die extern der Flankenmitte von zahlreichen, relativ feinen Außenrippen abgelöst werden. Auf der Wohnkammer stehen die Umbilikalrippen dichter, sie sind stumpf und flexuos bis gerade und hängen z.T. mit den externen Knoten zusammen.

Auf einer Seite ist auf dem vordersten Teil des Phragmokons und dem hintersten Teil der Wohnkammer auf Flankenmitte eine leichte, spirale Eindellung vorhanden, die von einem schwachen, undeutlich gekerbten Spiralwulst begleitet wird.

Bemerkungen. Von *Cymaceras* s.s. unterscheidet sich das Exemplar durch den Mundsaum mit Apophyse und den nur abschnittsweise ausgebildeten Wellenkiel (s.a. Schairer & Schlampp: 103). *Cymaceras* (*Trochiskioceras*) ist viel kleinerwüchsiger und besitzt marginale Knoten-/Dornenreihen (Schairer & Schlampp, 1991: 108). Von beiden unterscheidet sich das iranische Stück noch durch die deutliche Egression der letzten Windung. Hierin besteht Ähnlichkeit mit *Creniceras*, das aber keinen Wellenkiel aufweist (s.u.a. Gygi, 1991; Seyed-Emami et al., 1995: 42; Taf. 1, Fig. 8-9).

Vorkommen. *Cymaceras* kommt im Unterkimmeridge, Platynota- bis Hypselocyclum-Zone, vor (Schlampp,1991: 91; Schlegelmilch, 1994: 49-50; Gradl & Schairer, 1997: 12).

Taramelliceras (Taramelliceras) costatum (Quenstedt)
Taf. 1, Fig. 3

1955 *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *costatum* (Quenstedt) - Hölder: 98; Beil. 5, 64 (forma aurita).

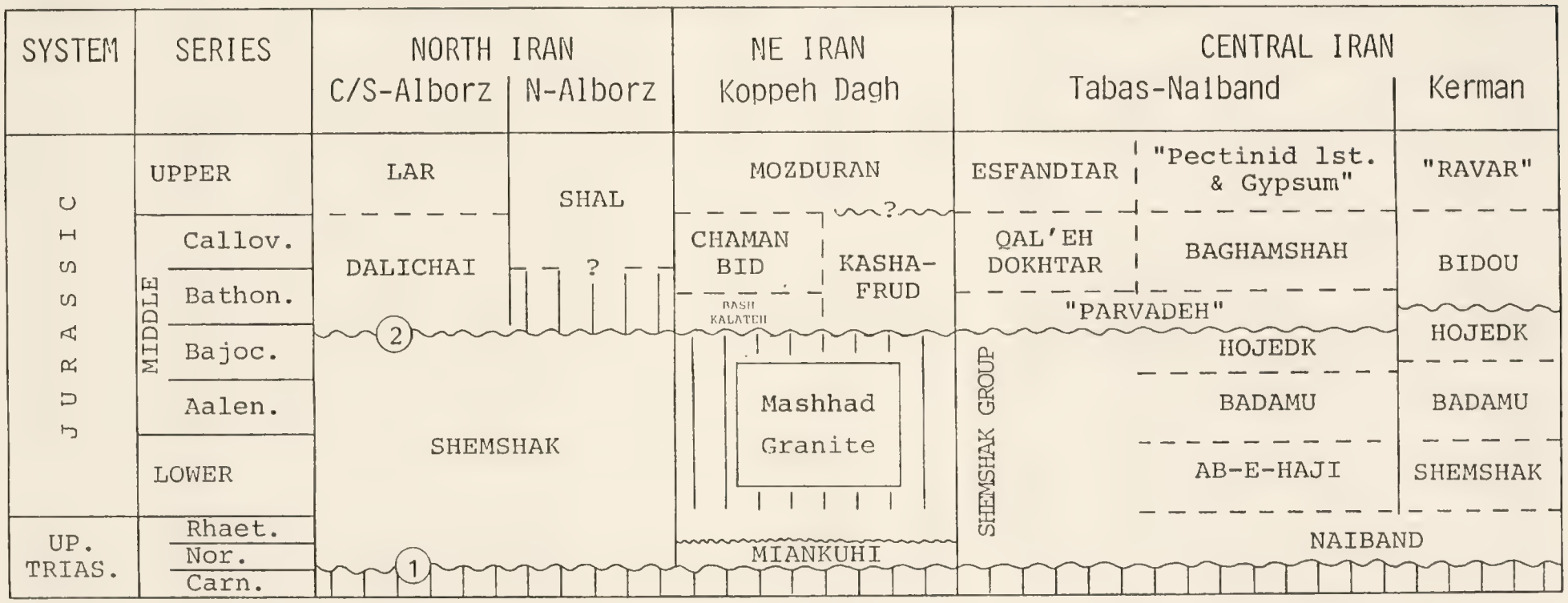
Material. Ein etwas verdrückter, unvollständig erhaltener Steinkern. Lar-Formation, N Emamzadeh-Hashem, ca. 800 m SE Pole-Doktar, Zentralalborz.

Merkmalswerte von *T.* (*T.*) *costatum*

Dm	Nw%	Wh%
46	10	58

Beschreibung. Das engnabelige Exemplar (max. Dm ca. 60 mm) weist deutlich geschwungene Rippen auf, die sich gegen die Flankenmitte verstärken, ebenso im Marginalbereich. Sie tragen zu Beginn der letzten Windung an der Externseite zunächst rundliche, weiter vorn dann spiral verlängerte Knoten. Auf diesem Teil sind meist 3, gelegentlich 4 Schaltrippen vorhanden. Auf der Externseite sind spiral verlängerte Knoten zu erkennen.

Tab. 1: Wichtige lithostratigraphische Einheiten der oberen Trias und des Juras im Nordiran (Alborz, Koppeh Dagh) und Zentraliran (Tabas-Kerman-Block).



B e m e r k u n g. Wie bei dem Original zu HÖLDER sind auf dem vordersten Teil der letzten Windung deutlich kräftigere Rippen ausgebildet.

V o r k o m m e n. Das Original zu HÖLDER stammt aus dem Oberoxford, Bimammatum-/Planula-Zone (verschwammter Weißjura Alpha/Beta, Balinger Alb).

Taramelliceras (Taramelliceras) cf. *trachinotum* (OPPEL) in HÖLDER
Taf. 1, Fig. 4

1955 *Taramelliceras* cf. *trachinotum* (OPPEL) - HÖLDER: 105-106; Beil. 9, 99.

M a t e r i a l. Ein Windungsbruchstück mit Resten der Innenwindungen. Lar-Formation, Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, tieferer Teil von Schicht 10 in SEYED-EMAMI et al. (1989: Abb. 3). Leg. K. SEYED-EMAMI, M. MOHAMMADI-MONFARED.

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar (max. Dm ca. 45 mm) weist Reste des Phragmokons und Teile der Wohnkammer auf. In Nabelweite und Skulptur besteht große Ähnlichkeit mit der Abbildung in HÖLDER.

V o r k o m m e n. Das Original zu HÖLDER (1955: 106) stammt aus dem unteren Mittelkimmeridge (vergl. a. Vorkommen von *Aspidoceras longispinum*).

Taramelliceras (*Strebliticeras*) *externnodosum* (DORN)
Taf. 1, Fig. 5

1955 *Taramelliceras* (*Strebliticeras*) *externnodosum* (DORN) - HÖLDER: 91; Beil. 3, 51-55.

M a t e r i a l. Ein flachgedrückter und etwas abgewitterter Steinkern. Mozduran-Formation, NW Mashhad, SE-Koppeh Dagh.

Merkmalswerte von *T.* (*S.*) *externnodosum*

Dm	Nw%	Wh%	UR/2
51	13	59	8

B e s c h r e i b u n g. Auf der inneren Flankenhälfte sind kräftige, konkave, leicht rursiradiate Rippen ausgebildet, die auf Flankenmitte in rundlichen Knoten enden. Von den Knoten gehen zwei schwach konkave, fast radiate Spaltrippen aus, von denen eine einen kräftigen, etwa rippenparallelen Knoten trägt. Zwischen den kräftigen Umbilikalrippen sind einige deutlich schwächere Rippen vorhanden, zwischen den o.e. Spaltrippen meist vier Schaltrippen. Diese können an der Externseite leicht verdickt sein. Auf der Externseite steht eine dichte Reihe feinerer Knoten.

B e m e r k u n g. In der Skulptur ist das iranische Stück gut mit der Abbildung in DORN (1931: Taf. 11 (27), Fig. 7 - *Neumayriceras callicerum* OPPEL) vergleichbar.

V o r k o m m e n. Die Art kommt nach HÖLDER (1955: 93) im Oberoxford, Bimammatum-Zone, Hypselum- bis Bimammatum-Subzone, vor (vergl. SCHLEGELMILCH, 1994: 14, Tab. 2; BRANGER et al., 1995: Tab. 5).

Mirosphinctes hiemeri (OPPEL) sensu BRANGER et al.
Taf. 1, Fig. 7

1995 *Mirosphinctes hiemeri* (OPPEL) - BRANGER et al.: Taf.. 6, Fig. 2.

M a t e r i a l. Ein etwas unvollständig erhaltener Steinkern. Lar-Formation, Kuhe-Sharaf, E-Fuß, ca. 200 m oberhalb des Brunnens, E Semnan, Alborz, Iran.

Merkmalswerte von *M. hiemeri*

Dm	NW%	Wh%	Wb%	UR
25	41	33	30	39
20	37	36	36	36
14			34	

B e s c h r e i b u n g. Das Exemplar hat einen max. Durchmesser von 25 mm, der Phragmokon endet bei 17 mm Durchmesser. Der Nabel ist relativ weit, die Nabelwand steht steil und geht fließend in die flach gewölbten Flanken über. Der Windungsquerschnitt ist gerundet quadratisch bis gerundet rechteckig. Die Flanken gehen fließend in die gewölbte Externseite über.

Die dichte Berippung besteht aus schwach rursiradiaten, etwas geschwungenen Rippen, die sich marginal meist in zwei Externrippen teilen. Diese überqueren die Externseite gerade und ohne Unterbrechung. Zahlreiche Parabelbildungen sind vorhanden.

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar stimmt gut mit dem Original zu Branger et al. überein. Die Abbildung in Oppel (1863: Taf. 65, Fig. 6) zu „Ammonites hiemeri Opp." weist dagegen auffallend kräftige Umbilikalrippen und zahlreichere Sekundärrippen auf.

V o r k o m m e n. Nach Branger et al. (1995: Tab. 5) kommt die Art im Mitteloxford, Antecedens-/Transversarium-Zone, vor.

Epipeltoceras sp.
Taf. 1, Fig. 6

M a t e r i a l. Ein etwas verdrückter, unvollständig erhaltener Steinkern. Lar-Formation, Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, E Semnan, Alborz, Iran. Leg. Dipl.-Geol. M. Mohammadi-Monfared (M.56).

Merkmalswerte von *Epipeltoceras* sp.

Dm	Nw%	Wh%	UR
45		36	
40	41	34	33
28			31

B e s c h r e i b u n g. Das Exemplar (max. Durchmesser 45 mm) ist relativ weit genabelt, die Nabelwand niedrig und wenig steil. Die dichte Berippung besteht zumeist aus leicht rursiradiaten, sich gegen die Externseite keulenförmig verbreiternde, z.T. etwas geschwungenen Einzelrippen, die in der Nähe der Naht beginnen. Auf dem innersten erhaltenen Windungsteil teilen sich einige wenige Rippen in der Nähe des Nabelrandes. Auf der Externseite ist die Berippung unterbrochen oder abgeschwächt. Eindeutige Knoten sind nicht vorhanden.

B e m e r k u n g e n. *Epipeltoceras bimammatum* (Quenstedt) ist enger genabelt, kräftiger berippt und besitzt extern deutliche Knoten. *E. treptense* Enay weist einen relativ engen Nabel und klare externe Knoten auf, neben zahlreichen am Nabel gebündelten Rippen. *E. berrense* (Favre) hat einen recht weiten Nabel, keulenförmige Rippen ohne klar abgesetzte Externknoten, ist aber, vor allem auf den äußeren Windungen, weniger dicht berippt.

V o r k o m m e n. Die angesprochene Gruppe von *Epipeltoceras* kommt im Oberoxford, Bimammatum-Zone, vor (vergl. Enay, 1962: Tab. 1; Branger et al., 1995: Tab. 5; Cariou et al., 1997: 85).

Sutneria eumela (Orbigny)
Taf. 1, Fig. 8

1979 *Sutneria eumela* (D'Orbigny) - Zeiss: 269; Abb. 2 Fig. 2; Abb. 3, Fig. 1-13, 16-17.

M a t e r i a l. Ein verdrückter, etwas korrodierter Steinkern mit Mundsaum. Lar-Formation, Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, E Semnan, Alborz, Iran. Leg. K. Seyed-Emami und M. Mohammadi-Monfared.

Merkmalswerte von *S. eumela*

Dm	Nw%	Wh%	UR	UR/2
18	32	38	17	9

B e s c h r e i b u n g. Das relativ weitnabelige Exemplar (max. Durchmesser 18 mm) ist bis auf die hintere Hälfte des letzten Umgangs kräftig berippt. Die Umbilikalrippen verbreitern sich von der Naht ab gegen die Flankenmitte, wo sie sich in zwei etwas schwächere Externrippen aufspalten, die die Externseite überqueren. Einzelne Schaltrippen sind hier vorhanden. Auf dem vorderen Teil der letzten Windung scheint sich die Berippung abzuschwächen.

B e m e r k u n g e n. Von typischen *Sutneria eumela* unterscheidet sich das iranische Stück durch die geringere Anzahl an Sekundärrippen. Ähnlichkeit besteht mit dem Original zu Atrops in Fischer (1994: Taf. 82, Fig. 5), bei dem auch auf dem vorderen Teil der Endwindung die Skulptur verblaßt. Ein gewisser Unterschied besteht darin, daß bei dem Original zu Atrops in Fischer die Sekundärrippen etwas kräftiger ausgebildet zu sein scheinen. In der geringen Anzahl an Sekundärrippen besteht Ähnlichkeit zu *Sutneria lorioli* Zeiss (1979: 272).

V o r k o m m e n. Nach Zeiss (1979: 271) und Atrops in Fischer (1994: 184) kommt die Art im Mittelkimmeridge vor.

Euaspidoceras douvillei (Collot)
Taf. 2, Fig. 1

v 1871 *Aspidoceras perarmatum* Sow. sp. - Neumayr: 371; Taf. 20, Fig. 1.
1918-1919 *Aspidoceras Douvillei* n. sp. - Collot: 9.

M a t e r i a l. Ein unvollständig erhaltener, einseitig korrodierter und etwas verdrückter Steinkern. Lar-Formation, Kuhe-Sharaf, E-Flanke, E Semnan, Alborz, Iran (im Profil in Seyed-Emami et al., 1989: Abb. 3: höherer Teil von Schicht 8).

Merkmalswerte von *E. douvillei*

Dm	NW%	Wh%	IK/2	EK
97	41	37		21
72	40	37	10	

B e s c h r e i b u n g. Das Exemplar (max. Durchmesser 100 mm) besitzt einen gerundet quadratischen Windungsquerschnitt. Die Skulptur auf den inneren Windungen ist etwas unregelmäßig und besteht aus Rippen, die im marginalen Bereich Dornen tragen. Am Nabelrand sind z.T. schwache Knötchen zu erkennen. Die Außenwindung weist relativ kräftige Marginalknoten auf. Die Skulptur ist zunächst recht dicht, auf dem vorderen Teil der letzten Windung wird sie deutlich gröber.

B e m e r k u n g e n. In Nabelweite und Windungsquerschnitt stimmt das Exemplar von Kuhe-Sharaf gut mit dem Holotypus überein. Bei diesem stehen jedoch schon bei einem etwas geringeren Durchmesser die Rippen/Knoten weiter auseinander, als bei dem iranischen Stück.

V o r k o m m e n. Nach Neumayr (1871: Erläuterungen zu Taf. 20, Fig. 1) stammt sein Original „aus den Oxfordthonen von Dives/Calvados". Collot (1918-1919: 9-10) führt

vergleichbare Stücke aus dem „oolithe ferrugineuse“ von Villers an, von welcher Lokalität auch der Holotypus stammen soll. Nach SCHLEGELMILCH (1994: 121) kommt die Art im Unteroxford, Cordatum-Zone, vor.

Aspidoceras longispinum (SOWERBY)
Taf. 2, Fig. 2

1985 *Aspidoceras longispinum* (SOWERBY) - CHECA GONZALES: 76; Taf. 9, Fig. 1-3; Taf. 10, Fig. 2; Taf. 14, Fig. 2; Taf. 15, Fig. 1; Abb. II: 10, 11, 15.

M a t e r i a l. Ein etwas unvollständig erhaltener Steinkern. Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke (aus dem tieferen Teil von Schicht 10 des Profils in SEYED-EMAMI et al., 1989: Abb. 3), E Semnan, Alborz, Iran. Leg. K. SEYED-EMAMI und M. MOHAMMADI-MONFARED.

Merkmalswerte von *A. longispinum*

Dm	Nw%	Wh%	Wb%
90	31	43	48

B e s c h r e i b u n g. Das Exemplar (max. Durchmesser 90 mm) besitzt 1/2 Umgang Wohnkammer mit Mundsaum. Der Windungsquerschnitt ist etwas breiter als hoch mit vom Nabelrand gegen die recht hochgewölbte Externseite konvergierenden Flanken. Die Nabelwand steht steil, der Nabelrand ist gerundet.

Am Nabelrand sitzen in etwas unregelmäßigem Abstand Knoten/Dornen, deren Basis etwas rursiradiat ausgerichtet ist. Etwa auf Flankenmitte der Wohnkammer sind drei Knoten/Dornen vorhanden, die weit auseinanderstehen und deren Basis fast radial ausgerichtet ist. Die Wohnkammer weist schwache, die Externseite überquerende Rippeneinheiten auf, die entweder von den Nabelknoten oder den Lateralknoten ausgehen.

V o r k o m m e n. Nach CHECA GONZALES (1985: 81) kommt die Art vom oberen Unterkimmeridge bis zum unteren Tithon vor. Anhand des Vorkommens von *S. eumela* im Fundbereich kann das Stück in das Mittelkimmeridge eingestuft werden.

Orthosphinctes (*Ardescia*) aff. *schaireri* ATROPS
Taf. 2, Fig. 3

aff. 1982 *Orthosphinctes* (*Ardescia*) *schaireri* nov. sp. - ATROPS: 97; Taf. 4, Fig. 3-4; Taf. 6, Fig. 12; Taf. 28, Fig. 2-3; Abb. 17; Tab. 9.
aff. 1997 *Orthosphinctes* (*Ardescia*) *schaireri* ATROPS - GRADL & SCHAIRER: 16; Taf. 4, Fig. 2.

M a t e r i a l. Ein verdrückter, unvollständig erhaltener Steinkern. Mozduran-Formation, NW Mashhad, SE Koppeh Dagh. Leg. S.A. AGHANABATI.

Merkmalswerte von *O.* (*A.*) aff. *schaireri*

Dm	NW%	Wh%	UR/2	SR
70	44	31	29	20
35			30	
18		23		

B e s c h r e i b u n g. Das evolute Exemplar (max. Durchmesser 70 mm) ist relativ dicht berippt. Die leicht prorsiradiaten Umbilikalrippen sind gerade bis schwach konvex, z.T. etwas flexuos. Sie teilen sich in 2/3 Flankenhöhe in zwei Sekundärrippen, die z.T. keine Verbindung mit der Umbilikalrippe haben. Die Anzahl der Umbilikalrippen nimmt von innen nach außen zunächst zu, um dann etwa gleich zu bleiben.

B e m e r k u n g. Das Exemplar unterscheidet sich von *O.* (*A.*) *schaireri* durch dichtere Berippung und eine geringere Anzahl an Sekundärrippen.

V o r k o m m e n. *O.* (*A.*) *schaireri* ist nach ATROPS (1982: 102) kennzeichnend für das Unterkimmeridge, oberste Platynota-Zone, Guilherandense-Subzone.

Schriftenverzeichnis

AFSHAR-HARB, A. (1979): The stratigraphy, tectonics and petroleum geology of the Kopet Dagh region, northern Iran. - Ph. D. Thesis Univ. London (unpubl): 316 S., 40 Abb., 20 Tab., 4 geol. Karten (1:250.000), 1 tekton. Karte (1:500.000); London.

AFSHAR-HARB, A. (1994): Geology of the Kopet Dagh (persisch). Treatise on the Geology of Iran, **11**: 275 S., 61 Abb.; Tehran.

ASSERETO, R. (1966): Geological map of upper Djadjerud and Lar Valleys (Central Elburz, Iran): 1:50.000 with explanatory notes. - Ist. Geol. Univ. Milano, Ser. G, **232**: 86 S., 4 Abb., 2 Tab., 2 Karten; Milano.

ASSERETO, R.; BANARD, P.D.W. & FANTINI SESTINI, N. (1968): Jurassic stratigraphy of the Central Elburz (Iran). - Riv. ital. Paleont. Stratigr., **74** (1): 3-21, 2 Abb., 12 Tab.; Milano.

ATROPS, F. (1982): La sous-famille des Ataxioceratinae (Ammonitina) dans le Kimméridgien inférieur du sud-est de la France. Systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. - Docum. Lab. Géol. Lyon, **83**: 463 S., 45 Taf., 64 Abb., 54 Tab.; Lyon.

ATROPS, F. (1994): *Sutneria eumelus* (d'Orbigny, 1850), microconque. In: FISCHER, J.-C. (1994, ed.): Révision de la Paléontologie Francaise d'Alcide d'Orbigny. **I:** Céphalopodes jurassiques: 183-184, Taf. 82, Fig. 2-5; Paris (Masson).

BRANGER, P.; NICOLLEAU, P. & VADET, A. (1995): Les ammonites et les oursins de l'Oxfordien du Poitou (faciès à spongiaires de l'Oxfordien moyen et supérieur). - 149 S., 33 Taf., zahlr. Abb., 6 Tab.; Niort (Musées de la ville).

CARIOU, E.; ENAY, R.; ATROPS, F.; HANTZPERGUE, P.; MARCHAND, D. & RIOULT, M. (1997): Biozonations, Ammonites, Oxfordien. In: CARIOU, E. & HANTZPERGUE, P. (coord.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. - Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém. **17**: 79-86, Taf. 21-22, Tab. 9,10; Pau.

CHECA GONZALES, A. (1985): Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, fam. Aspidoceratidae: subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). - Tesis Doctoral, Fac. Cien., Dep. Paleont. y Geol. general, XXVII+413 S., 42 Taf., zahlr. Abb.; Granada.

COLLOT, L. (1918/1919): Les *Aspidoceras* des couches à minerai de fer de la Cote d'Or. - Bull. Soc. géol. France, 4. Ser., **17** (1917): 3-19, Taf. 1-4, 5 Abb.; Paris.

DIETERICH, E. (1940): Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura Beta in Württemberg. - Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **96**: 1-40, Taf. 1-2, 6 Abb.; Schwäbisch Hall.

DORN, P. (1931): Die Ammonitenfauna des Untersten Malm der Frankenalb. - Palaeontographica, **74** (1-6): 1-92, Taf. 1-20, Abb. 76-180; Stuttgart.

ENAY, R. (1962): Contribution à l'étude paléontologique de l'Oxfordien supérieur de Trept (Isère). - Trav. Lab. Géol. Lyon, N.S., **8**: 7-81, Taf. 1-4, Abb. 1-3, Tab. 1; Lyon.

FANTINI SESTINI, N. & ASSERETO, R. (1970): The Lar Limestone and its fauna (Upper Oxfordian - Lower Kimmeridgian). - Riv. ital. Paleont., **76** (2): 199-232, Taf. 19-21, 3 Abb.; Milano.

GRADL, H. & SCHAIRER, G. (1997): Ammoniten von Kälberberg (Nördliche Frankenalb. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **37**: 9-26, 4 Taf., 2 Abb.; München.

GYGI, R. (1991): Die vertikale Verbreitung der Ammonitengattungen *Glochiceras*, *Creniceras* und *Bukowskites* im Späten Jura der Nordschweiz und im angrenzenden Süddeutschland. - Stuttgarter Beitr. Naturkde., Ser. B, **179**: 41 S., 8 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

HÖLDER, H. (1955): Die Ammoniten-Gattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter- und Mittelmalm. Morphologische und taxionomische Studien an *Ammonites flexuosus* BUCH (Oppeliidae). - Palaeontographica, A, **106** (3-6): 37-153, Taf. 16-19, 182 Abb.; Stuttgart.

HÖROLDT, U. (1964): Morphologie und Systematik der weißjurassischen Ammoniten-Gattungen *Streblites* und *Ochetoceras* unter besonderer Berücksichtigung des Hohlkiels. - Diss. Univ. Tübingen (Fotodruck): 105 S., 6 Taf., 35 Abb.; Tübingen.

Mohammadi-Monfared, M. (1997): Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen des mittleren und oberen Juras in Kuhe-Sharaf NE von Semnan (Alborz) (persisch). - Unveröffentlichte Diplomarbeit Univ. Esfahan; Esfahan.

Neumayr, M. (1871): Jurastudien. 4. Die Vertretung der Oxfordgruppe im östlichen Theile der mediterranen Provinz. - Jb. K.K. geol. Reichsanstalt, **21** (3): 355-376, Taf. 18-21; Wien.

Oppel, A. (1863): Über jurassische Cephalopoden. - Palaeont. Mitt. Mus. kgl. bayer. Staates, **3**: 163-266, Taf. 51-74; Stuttgart.

Schairer, G. & Schlampp, V. (1991): *Cymaceras* (Ammonitina, Ochetoceratinae) von Esselberg. - Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 101-128, 6 Taf., 4 Abb., 21 Tab.; München.

Schlampp, V. (1991): Malm-Ammoniten. Bestimmungsatlas der Gattungen und Untergattungen aus dem Oberjura Süddeutschlands, der Schweiz und angrenzender Gebiete. - 184 S., 35 Taf., zahlr. Abb.; Korb (Goldschneck-Verlag).

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. - 297 S., 73 Taf., 9 Abb.; Stuttgart (Fischer).

Seyed-Emami, K.; Schairer, G. & Alavi-Naïni, M. (1989): Ammoniten aus der unteren Dalichai-Formation (Unterbathon) östlich von Semnan (SE-Alborz, Iran). - Münchner geowiss. Abh., A, **15**: 79-91, 3 Taf., 4 Abb., 1 Tab.; München.

Seyed-Emami, K.; Schairer, G. & Zeiss, A. (1995): Ammoniten aus der Dalichai-Formation (Mittlerer bis Oberer Jura) und der Lar-Formation (Oberer Jura) N Emamzadeh-Hashem (Zentralalborz, Nordiran). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 39-52, 2 Taf., 1 Abb., 4 Tab.; München.

Zeiss, A. (1979): Neue Sutnerien-Funde aus Ostafrika. Ihre Bedeutung für Taxonomie und Phylogenie der Gattung. - Paläont. Z., **53** (3-4): 259-280, 8 Abb.; Stuttgart.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1: ?*Cymaceras* (?) sp. Mozduran-Formation; 30 km NE Mashhad, Koppeh Dagh. x1,5.

Fig. 2: *Ochetoceras* (*Granulochetoceras*) *cristatum* DIETERICH. Lar-Formation, Oberoxford, Planula-Zone; N Emamzadeh-Hashem, Zentralalborz. x1.

Fig. 3: *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *costatum* (QUENSTEDT). Lar-Formation, Oberoxford, Bimammatum-/Planula-Zone; N Emamzadeh-Hashem, ca. 800 m SE Pole-Doktar, Zentralalborz. x1.

Fig. 4: *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) cf. *trachinotum* (OPPEL) in HÖLDER. Lar-Formation, unteres Mittelkimmeridge; Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, E-Alborz. x1.

Fig. 5: *Taramelliceras* (*Strebliticeras*) *externnodosum* (DORN). Mozduran Formation, Oberoxford, Bimammatum-Zone; NW Mashhad, SE-Koppeh Dagh. x1.

Fig. 6: *Epipeltoceras* sp. Lar-Formation, Oberoxford, Bimammatum- Zone; Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, E-Alborz. x1.

Fig. 7: *Mirosphinctes hiemeri* (OPPEL) sensu BRANGER et al. Lar-Formation, Mitteloxford, Antecedens- bis Transversarium-Zone; Kuhe-Sharaf, E-Fuß, ca. 200 m oberhalb des Brunnens, E-Alborz. x1,5.

Fig. 8: *Sutneria eumela* (ORBIGNY). Lar-Formation, Mittelkimmeridge; Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, E-Alborz. x1,5.

Tafel 2

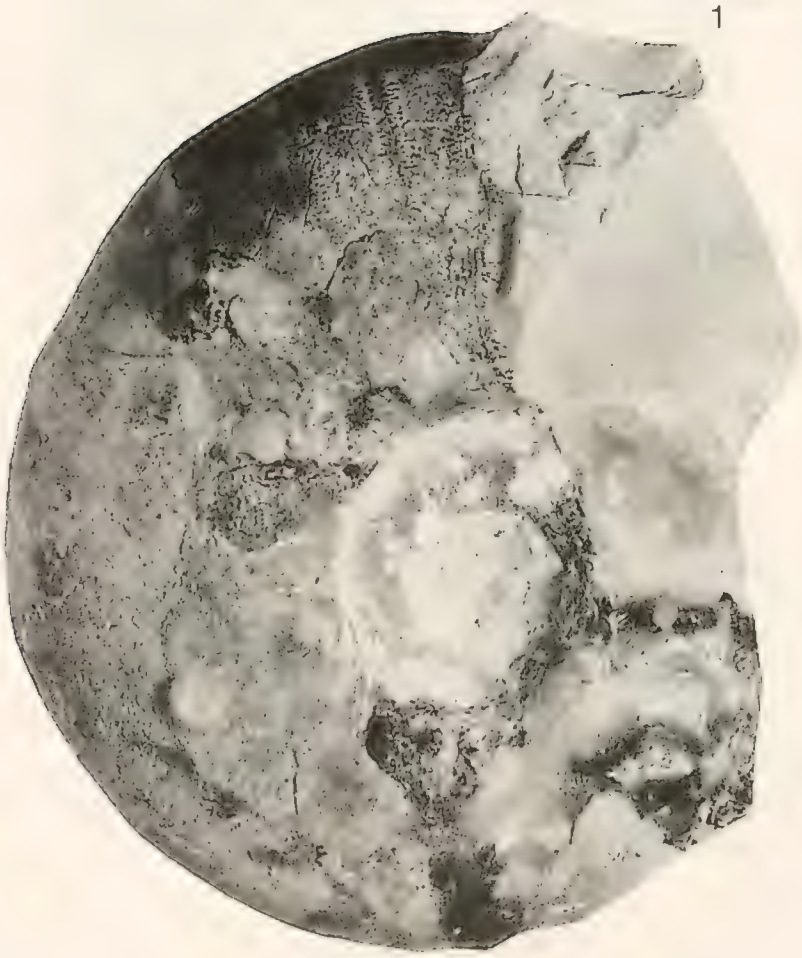
Fig. 1: *Euaspidoceras douvillei* (COLLOT). Lar-Formation, Unteroxford, Cordatum-Zone; Kuhe-Sharaf, E-Flanke, oberer Teil von Schicht 8 in SEYED-EMAMI et al. (1989: Abb. 3), E-Alborz. x1.

Fig. 2: *Aspidoceras longispinum* (SOWERBY). Lar-Formation, Mittelkimmeridge; Kuhe-Sharaf, N- bis NW-Flanke, tieferer Teil von Schicht 10 in SEYED-EMAMI et al. (1989: Abb. 3), E-Alborz. x1.

Fig. 3: *Orthosphinctes* (*Ardescia*) aff. *schaireri* ATROPS. Mozduran-Formation, Unterkimmeridge, obere Platynota-Zone; NW Mashhad, SE-Koppeh Dagh. x1.

1
2
3
4
5
6
7
8

1



2

3

SEYED-EMAMI et al.: Ammoniten aus dem Oberen Jura **Tafel 2**

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	111–119	München, 15. 12. 1998

Cadomites aus der unteren Baghamshah-Formation (Oberbathon, Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran)

Von Kazem Seyed-Emami, Gerhard Schairer, Seyed Ali Aghanabati, Franz T. Fürsich, Baba Senowbari-Daryan & Mahmoud Reza Majidifard *)

Mit 2 Abbildungen und 1 Tafel

Kurzfassung

Aus der unteren Baghamshah-Formation NW Kamar-e-Mehdi (SW Tabas) wird zum ersten Mal folgendes dimorphe Paar von *Cadomites* beschrieben: *Cadomites (?Cadomites) claromontanus* Kopik (Makrokonch)/*Cadomites (Polyplectites) bozorgniai* Seyed-Emami n. sp. (Mikrokonch). Anhand von *Prohecticoceras retrocostatum* (Grossouvre) kann das Vorkommen in das Oberbathon eingestuft werden.

Abstract

The following dimorphic pair of *Cadomites* is described for the first time from the lower Baghamshah formation NW of Kamar-e-Mehdi, SW Tabas: *Cadomites (?Cadomites) claromontanus* Kopik (macroconch)/*Cadomites (Polyplectites) bozorgniai* Seyed-Emami n. sp. (microconch). The presence of *Prohecticoceras retrocostatum* (Grossouvre) indicates a Late Bathonian age.

Einleitung

Die hier beschriebenen Ammoniten wurden im Rahmen einer wissenschaftlichen Untersuchung der Jura-Ablagerungen im Raum Tabas/Kerman im Winter 1996 aus Schichten der unteren Baghamshah-Formation aufgesammelt.

Die Baghamshah-Formation besteht im Raum Tabas aus einer Folge von graugrünen Mergeln mit sandig-kalkigen Einschaltungen. Sie folgt kontinuierlich auf die schwarzen, onkolithischen Kalke der oberen Parvadeh-Formation und geht im Hangenden, wiederum kontinuierlich, in eine mächtige Folge von Kalken und Mergeln über (Pectinid limestones and

* Prof. Dr. K. Seyed-Emami, University of Tehran, Faculty of Engineering, P.O.Box 11365-4563, Tehran, Iran; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; Dr. S.A. Aghanabati, Geological Survey of Iran, P.O.Box 11365-5474, Tehran, Iran; Prof. Dr. F.T. Fürsich, Institut für Paläontologie, Pleicherwall 1, D-97070 Würzburg; Prof. Dr. B. Senowbari-Daryan, Institut für Paläontologie, Universität Erlangen-Nürnberg, Loewenichstraße 28, D-91054 Erlangen; Dipl.Geol. M.R. Majidifard, Geological Survey of Iran, P.O.Box 11365-5474, Tehran, Iran.

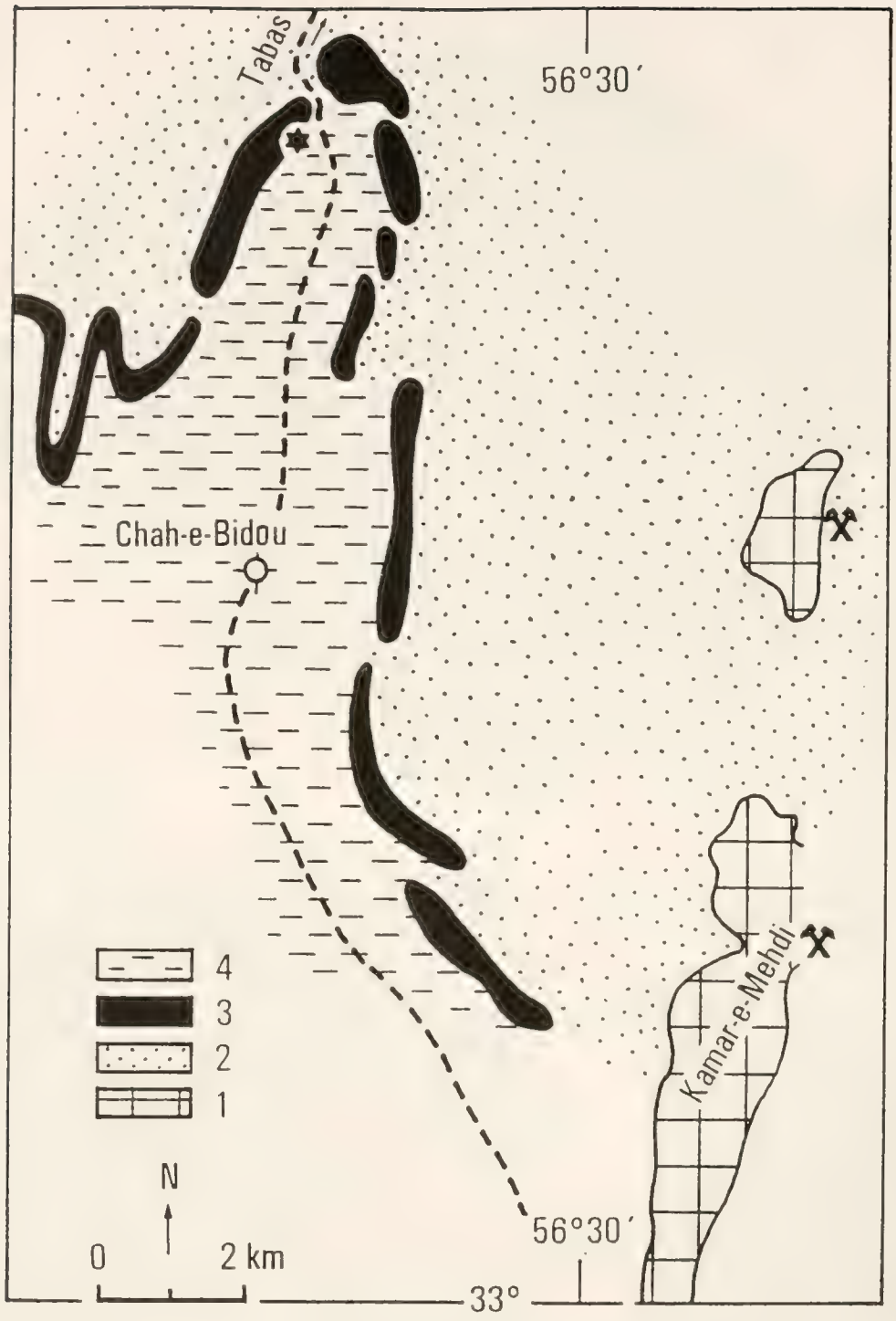


Abb. 1: Geologische Skizze des Gebiets NW Kamar-e-Mehdi (ca. 100 km SW Tabas). 1: Shotori-Formation (Trias); 2: Shemshak- /Hojedk-Formation; 3: Parvadeh-Formation; 4: Baghamshah-Formation; * Fossilfundpunkt.

marls). An der Typlokalität wird für die Baghamshah-Formation eine Mächtigkeit von 400 m angegeben (STÖCKLIN et al., 1965). Einige Kilometer NW Kamar-e-Mehdi wurde von uns jedoch eine Mächtigkeit um 744 m für die Baghamshah-Formation gemessen.

Die vorliegende Fauna besteht, neben wenigen Exemplaren von Poriferen, Brachiopoden, Bivalven, Crinoidenstielgliedern und Belemniten, meist aus kleinwüchsigen Ammoniten. Die Fossilien stammen aus einer kalkigen Linse ca. 20 m über der letzten onkolithischen Kalkbank der Parvadeh-Formation, im unteren Teil der Baghamshah-Formation (Abb. 2). Auffallend ist die große Anzahl an kleinwüchsigen Cadomiten, die eine eingehende Bearbeitung erlaubt.

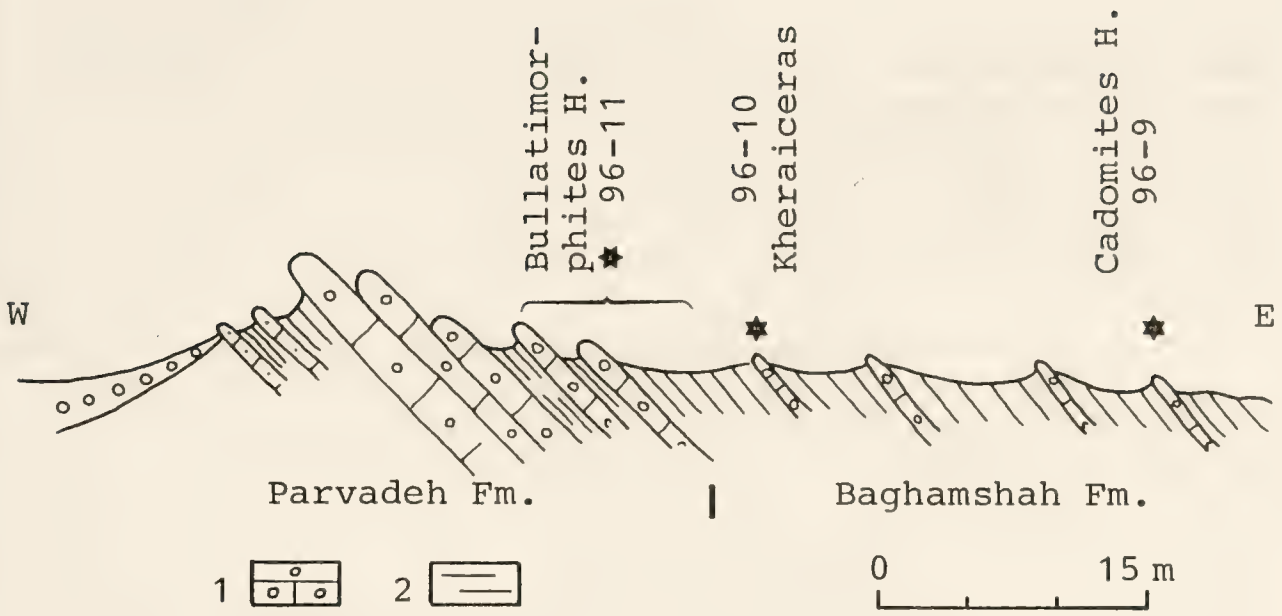


Abb. 2: Geologisches Profil ca. 15 km NW Kamar-e-Mehdi. 1: schwarzer, onkolithischer Kalk; 2: Mergel; * Fossilfundpunkt.

Bemerkungen

Unter den 225 aufgesammelten Ammoniten ist die Gattung *Cadomites* allein mit 83 % vertreten. Die restliche Fauna besteht aus: Phylloceratidae (4 %), Oppeliidae (2 %), Haploceratidae (8 %) und Perisphinctiden (3 %).

Interessant ist vor allem die große Anzahl an kleinwüchsigen Cadomiten. Es sind zwei Morphotypen vorhanden, die sich allein durch die unterschiedliche Größe unterscheiden lassen. Sie kommen in gleicher Zahl vor, weisen eine ähnliche Variabilität auf und können anhand der Innenwindungen kaum getrennt werden.

Bei einem Exemplar des kleineren Morphotyps ist die Mündung mit Apophyse erhalten. Es handelt sich hierbei somit eindeutig um eine mikrokonche Form. Obwohl die Ausgestaltung der Mündung bei dem größeren Morphotyp nicht zu erkennen ist, scheint es doch eindeutig zu sein, daß die beiden Morphotypen ein dimorphes Paar bilden: *Cadomites (?Cadomites) claromontanus* KOPIK (Makrokonch) und *C. (Polyplectites) bozorgniai* SEYED-EMAMI n. sp. (Mikrokonch).

Das Auftreten der *Cadomites*-Arten mit *Prohecticoceras retrocostatum* (GROSSOUVRE) läßt auf tieferes Oberbathon, Retrocostatum-Zone schließen. Dies wird durch eine reiche Ammonitenfauna aus der oberen Parvadeh-Formation bestätigt (SEYED-EMAMI et al., 1991; SEYED-EMAMI et al., in Bearbeitung).

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsvorhabens der Universität Tehran, des Geological Survey of Iran, des Institutes für Paläontologie der Universität Würzburg, des Institutes für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg und des Institutes für Paläontologie und historische Geologie der Ludwig-Maximilians-Universtät, München. Sie wurde im Rahmen eines von der National Geographic Society geförderten Forschungsvorhabens (# 5888-97) erstellt. Allen diesen Institutionen möchten wir für ihr Entgegenkommen danken. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. BERGMEIER, die Zeichenarbeiten von Herrn K. DOSSOW, München, ausgeführt. Das Material wird vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
Nw%	Nabelweite in % des Dm
SR/2	Zahl der Sekundärrippen auf 1/2 Umgang
UR/2	Zahl der Umbilikalrippen auf 1/2 Umgang
Wb%	Windungsbreite in % des Dm
Wh%	Windungshöhe in % des Dm

Beschreibung der Ammoniten

Cadomites (Polyplectites) bozorgniai Seyed-Emami n. sp.
Taf. 1, Fig. 2-5

M a t e r i a l. Über 60, z.T. gut erhaltene Steinkerne.

S t r a t u m t y p i c u m. Untere Baghamshah-Formation, Oberbathon, Retrocostatum-Zone.

L o c u s t y p i c u s. Ca. 5 km südlich der Wasserstelle Chah-e-Bidou (NW Kamar-e-Mehdi, SW Tabas, Zentraliran; E 56° 27', N 33° 06').

D e r i v a t i o n o m i n i s. Zu Ehren von Herrn Dr. Fathollah Bozorgnia, ehemaliger Chefpaläontologe der National Iranian Oil Company und Professor an der Universität Tehran, für seine großen Verdienste um die Geologie und Mikropaläontologie des Irans.

D i a g n o s e. Sehr kleinwüchsige, relativ evolute Art von *Polyplectites* mit einem ovalen, wenig breiter als hohem Windungsquerschnitt. Die Berippung ist auffallend fein, dicht und scharf.

Merkmalswerte von *C. (P.) bozorgniai*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	UR/2	SR/2
96-9-10	14	40	40	38	8	38
	(Holotypus; Merkmalswerte am Ende der Wohnkammer)					
96-9-15	12	41	44	37	17	41
	9	41	53	37	18	40
	(Paratypus)					
96-9-17	13	40	44	35	17	41
96-9-13	13	40	46	36		
96-9-12	12	41	46	35	(Phragmokon)	
96-9-16	12	41	45	38	(Phragmokon)	
96-9-11	11	40	43	36	15	33
96-9-14	11	43	47	38	(auf Wohnkammer)	
96-9-19	7	38	61	43	18	38
	(Innenwindung)					

H o l o t y p u s. Der Holotypus (96-9-10) ist ein komplettes Exemplar mit Apophyse und einem Enddurchmesser von 14 mm. Er ist mäßig evolut und besitzt einen etwas breiteren als hohen Windungsquerschnitt. Der Nabel ist flach, und die Windungen umgreifen kurz außerhalb der Knoten. Zu Beginn der Wohnkammer setzt eine leichte Egression ein.

Die Berippung ist fein, dicht und scharf. Die deutlich prorsiradiaten, leicht konkaven Umbilikalrippen beginnen an der Naht. Sie enden am Übergang zur Externseite in rundlichen, spitzen, feinen Knötchen (?Stacheln). Von diesen gehen je 2, seltener 3, feine Sekundärrippen ab, die leicht zurückbiegen und in einem schwachen Bogen über die Externseite verlaufen. Einzelne Schaltrippen sind vorhanden.

P a r a t y p u s. Der Paratypus (96-9-15) weist bei 12 mm Dm einen Teil der Wohnkammer auf. Er ist mäßig evolut und besitzt einen ovalen, etwas breiter als hohen Windungsquerschnitt. Der flache Nabel hat relativ steile Flanken, die im Verlauf der Ontogenie flacher werden. Die Windungen umgreifen sich deutlich außerhalb der Knötchen und egredieren leicht zu Wohnkammerbeginn. Die inneren Windungen sind involuter und breiter.

Die Berippung ist beim Paratyp ausgezeichnet erhalten. Sie ist äußerst fein, dicht und scharf. Die deutlich konkaven Umbilikalrippen beginnen an der Naht. Sie enden am Übergang zur Externseite an feinen, rundlichen, spitzen Knötchen (?Stacheln). Von diesen gehen zumeist 2, sehr selten 3 Sekundärrippen aus, die mit einem leichte Knick nach rückwärts gerichtet bogenförmig über die Externseite ziehen. Einzelne Schaltrippen sind vorhanden.

B e m e r k u n g e n. Bei vielen der Exemplare liegt das Phragmokonende bei einem Durchmesser von ca. 10 mm. Einige Stücke dürften jedoch einen etwas größeren Durchmesser besessen haben. Auch Windungsbreite und Berippungsdichte zeigen eine klare Variabilität. Die Innenwindungen sind etwas involuter und ihr Windungsquerschnitt deutlich breiter als hoch. Die neue Art hebt sich durch die geringe Endgröße und die feine Berippung von allen bekannten Polyplectiten ab.

In ihren Merkmalen zeigt die neue Art große Ähnlichkeit mit *P. gracilis* Westermann (1954: 345; Taf. 32, Fig. 5 a-c). Gegenüber *P. gracilis* ist die neue Art etwas evoluter. Außerdem besitzt sie eine dichterstehende Umbilikalberippung. Zudem beruht *P. gracilis* auf einem einzigen Exemplar, dessen stratigraphische Stellung nicht eindeutig bekannt ist. Westermann (1954) führt sein Exemplar aus dem Bathon von Sully (Frankreich) an. Mangold et al. (in Fischer 1994: 124) vertreten dagegen die Meinung, daß das Stück aus dem oberen Bajoc kommt.

Was die Zuordnung von *C.* (P.) *bozorgnai* als dimorphe Art zu *C.* (?C.) *claromontanus* betrifft: siehe dort.

Cadomites (?*Cadomites*) *claromontanus* Kopik
Taf. 1, Fig. 6-11

1974 *Cadomites (Polyplectites) claromontanus* sp. n. - Kopik: 39; Taf. 11, Fig. 2 a-e.

M a t e r i a l. Über 60 z.T. gut erhaltene Exemplare.

Merkmalswerte von *C.* (?*C.*) *claromontanus*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	UR/2	SR/2
96-11-1	26	36	42	42	19	60
	(erfaßt auf der Wohnkammer)					
	22	35	51	44	19	56
	(erfaßt am Ende des Phragmokons)					
96-9-6	20	35	41	18	56	
96-9-1	17	34	59	43	15	40
96-22	14	36	57	38	15	36
96-9-3	13	34	54	42		
96-9-4	13	35	54	42	18	56
	(die Merkmalswerte der 4 o.a. Exempare wurden auf dem Phragmokon erfaßt)					
95-K-1	23	35	58	41		
	(erfaßt am Ende des Phragmokons)					
	19	32	58	38	18	43

B e s c h r e i b u n g. Kleinwüchsige, feinberippte, mäßig involute Cadomiten. Die Innenwindungen sind coronat-breitoval, deulich breiter als hoch. Auf der Wohnkammer

nimmt die Windungsbreite deulich ab, und der Windungsquerschnitt wird rundlich-oval. Auf dem Phragmokon ist der Nabel treppenförmig eingesenkt mit schräger bis steiler Flanke, und die Windungen umgreifen sich unmittelbar außerhalb der Knötchen. Auf der Wohnkammer tritt eine langsame Egression ein, der Nabel wird weiter, und die Flanken werden flacher. Die Beschaffenheit der Endmündung ist nicht bekannt.

Die Berippung ist fein, dicht und scharf. Die deutlich prorsiradiaten, leicht konkaven Umbilikalrippen beginnen an der Naht. Auf dem Phragmokon enden die Umbilikalrippen am Übergang zur Externseite an rundlichen, spitzen Knötchen. Bei einem Exemplar mit Schalenerhaltung (95-K-1) ist deutlich zu erkennen, daß es sich hierbei um scharfe Dornen handelt. Auf den flacheren Flanken der Wohnkammer sitzen die Knötchen auf dem inneren Flankenteil. Von den Knötchen gehen jeweils 3, seltener 2 feine Sekundärrippen aus, die mit leichter Biegung nach rückwärts die gerundete Externseite überqueren. Einzelne Schaltrippen sind vorhanden. Die Berippungsdichte nimmt auf der Wohnkammer deutlich zu, und die Sekundärrippen bündeln sich.

B e m e r k u n g e n. Die Exemplare aus dem Zentraliran können sowohl nach Größe als auch Berippung eindeutig mit *Cadomites (Polyplectites) claromontanus* in KOPIK (1974) identifiziert werden. Das Phragmokonende liegt, soweit zu erkennen, bei einem Durchmesser um 20 mm. Hinsichtlich Windungsbreite und Berippungsdichte sind alle Übergänge vorhanden. Auf die Ähnlichkeit und Unterschiede zu *Cadomites (Polyplectites) richei* in LISSAJOUS (1923: 107; Taf. 23, Fig. 3) ist bereits KOPIK (1974: 41) eingegangen.

Eine andere ähnliche Art ist *Cadomites (Polyplectites) zlatarskii* in STEPHANOV (1963: 192, 196; Taf. 1, Fig. 2). Im ganzen ist sie aber evoluter, deutlich breiter und weist Apophysen auf (GALACZ, 1980: 76; Taf. 16, Fig. 6). *Cadomites (Polylectites) zlatarskii* in SANDOVAI (1983: Taf. 23, Fig. 5) ist kleinerwüchsig. Eine weitere sehr ähnliche Art ist *Cadomites (?Polypectites) tabasi* SEYED-EMAMI in SEYED-EMAMI et al. (1991: 71; Taf. 2, Fig. 15). *C. (?P.) tabasi* ist jedoch etwas evoluter, weniger aufgebläht, auf den inneren Windungen dichter berippt und kleinerwüchsig.

B e m e r k u n g e n z u m S e x u a l d i m o r p h i s m u s. Die Innenwindungen von *Cadomites (?C.) claromontanus* stimmen ausgezeichnet mit der hier beschriebenen mikrokonchen Form *Cadomites (P.) bozorgniai* SEYED-EMAMI n. sp. überein. Interessanterweise treten beide Formen im selben Horizont, in gleicher Anzahl und entsprechender Variation auf. Obwohl die Ausbildung der Mündung bei der größerwüchsigen Form *C. (?C.) claromontanus* weder beim iranischen Material, noch beim Holotytus bekannt ist, liegt doch die Vermutung nahe, daß es sich um ein dimorphes Paar handelt.

V o r k o m m e n. *C. (?C.) claromontanus* wird aus dem oberen Bathon von Europa angeführt (KOPIK, 1974: 41; WESTERMANN & CALLOMON, 1988: 15). Im Zentraliran kommt die Art zusammen mit *C. (P.) bozorgniai* SEYED-EMAMI n. sp. und *Prohecticoceras retrocostatum* (GROSSOUVRE) im gleichen Horizont vor und kann anhand der letzten Art dem tieferen Oberbathon zugeschrieben werden.

Prohecticoceras retrocostatum (GROSSOUVRE)
Taf. 1, Fig. 1

1972 *Prohecticoceras retrocostatum* (DE GROSSOUVRE) - KRYSTYN: 241; Taf. 5, Fig.4, 5; Abb. 9, 11 (mit Synonymieliste).

? 1988 *Hecticoceras (Prohecticoceras) retrocostatum* (DE GROSS.) - DIETL & CALLOMON: 14; Taf. 4, Fig. 2.

M a t e r i a l. Eine kleine Innenwindung: 96-9-20.

Merkmalswerte von *P. retrocostatum*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	UR/2	SR/2
96-9-20	12	25	50	46	10	20

B e s c h r e i b u n g. Mäßig involutes Gehäuse mit subquadratischem, etwas höherem als breitem Windungsquerschnitt. Die Externseite ist breit, mit einem stumpfen, niedrigen Kiel, der von deutlichen Schultern begleitet wird. Die Nabelwand ist steil und geht unvermittelt in den schrägen, inneren Flankenteil über. Der äußere Flankenteil neigt sich gegen die Externseite.

Die Rippen sind kräftig und hecticocerat. Die deutlich prorsiradiaten Umbilikalrippen beginnen an der Naht und teilen sich auf der inneren Flankenhälfte (Bereich der größten Windungsbreite) fast regelmäßig in 2 rursiradiate Sekundärrippen. Diese stehen fast rechtwinklig zu den Umbilikalrippen und ziehen in einem leicht konkaven Bogen an die Schulter, wo kleine Knötchen aufsitzen, die den flachen Kiel überragen. Die Lobenlinie ist relativ einfach.

B e m e r k u n g e n. Trotz der geringen Größe kann das vorliegende Exemplar eindeutig mit *P. retrocostatum* identifiziert werden. Von ähnlichen Arten wie *P. angulicostatum* (Loczy) und *P. haugi* (Popovici-Hatzeg) hebt sich *P. retrocostatum* durch die breite Außenseite, deutlich ausgeprägte Schultern und die grobe Innenberippung ab.

V o r k o m m e n. *P. retrocostatum* ist ein im europäischen Raum weitverbreitetes Indexfossil des tieferen Oberbathons, Retrocostatum-Zone.

Schriftenverzeichnis

Dietl, G. & Callomon, J.H. (1988): Der Orbis-Oolith (Ober-Bathonium, Mittl. Jura) von Sengenthal/Opf., Fränk. Alb, und seine Bedeutung für die Korrelation und Gliederung der Orbis-Zone. - Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **142**: 31 S., 4 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

Galacz, A. (1980): Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary. - Geol. Hungarica, Ser. Palaeont., **39**: 227 S., 36 Taf., 110 Abb; Budapest.

Kopik, J. (1974): Genus Cadomites Munier-Chalmas, 1892 (Ammonitina) in the Upper Bajocian and Bathonian of the Cracow-Wielun Jurassic range and the Gory Swietokrzyskie Mountains (Southern Poland). - Biul. Inst. geol., **276**: 7-43, 11 Taf., 2 Abb.; Warszawa.

Krystyn, L. (1972): Die Oberbajocium- und Bathonium-Ammoniten der Klaus-Schichten des Steinbruches Neumühle bei Wien (Österreich). - Ann. naturhist. Mus. Wien, **76**: 195-310, 24 Taf., 29 Abb.; Wien.

Lissajous, M. (1923): Etude sur la faune du Bathonien des environs de Macon. - Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, Fasc. 3, Mem. **3**: 3-112, Taf. 1-24, 24 Abb.; Lyon.

Mangold, C; Rioult, M. & Gauthier, H. (1994: in Fischer, J.-C., ed.): Révision critique de la Paléontologie francaise d'Alcide d'Orbigny, incluant la réédition de l'original. - Vol. **1**, Céphalopodes jurassiques: 123-124, Taf. 53, Fig. 1, 2; Abb. 36; Paris (Masson).

Sandoval Gabarron, J. (1983): Bioestratigrafia y paleontologia (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Beticas. - Tesis doctoral, Text + Atlas: XIV + 613 S., 72 Taf., 156 Abb.; Granada (Universidad de Granada).

Seyed-Emami, K.; Schairer, G., Aghanabati, S.A. (1998): *Bullatimorphites* aus dem Oberbathon (Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 121-134, 4 Taf., 3 Abb.; München.

Seyed-Emami, K.; Schairer, G.; Aghanabati, S.A. & Fazl, M. (1991): Ammoniten aus dem Bathon der Gegend von Tabas-Nayband (Zentraliran). - Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 65-100, 8 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; München.

Stephanov, J. (1963): Bathonian ammonites of the superfamily Stephanocerataceae in Bulgaria. - Trav. Geol. Bulgarie, Ser. Paleont., **5**: 167-209, 6 Taf., 4 Abb.; Sofia.

Stöcklin, J.; Eftekhar-Nezhad, L. & Hushmand-Zadeh, A. (1965): Geology of the Shotori Range (Tabas area, East Iran). - Geol. Surv. Iran, Rep., 3: 1-69, 2 Taf., 33 Abb., 1 geol. Karte; Tehran.

Westermann, G. (1954): Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). *Otoites, Trilobiticeras, Itinsaites, Epalxites, Germanites, Masckeites (Pseudotoites, Polyplectites), Normannites.* - Beih. geol. Jb., **15**: 364 S., 33 Taf., 149 Abb., 5 Tab.; Hannover.

Westermann, G.E.G. & Callomon, J.H. (1988): The Macrocephalitinae and associated Bathonian and early Callovian (Jurassic) ammonoids of the Sula Island and New Guinea. - Palaeontographica, A, **203** (1-3): 1-90, 19 Taf., 24 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1: *Probecticoceras retrocostatum* (Grossouvre). 96-9-20. x2.
Fig. 2-5: *Cadomites (Polyplectites) bozorgniai* Seyed-Emami n. sp.
2: Holotypus. 96-9-10. x2.
3: Paratypus. 96-9-15. x2.
4: 96-9-17. x2.
5: 96-9-19. x3, rechts x3,2.
Fig. 6-11: *Cadomites (?Cadomites) claromontanus* Kopik
7: 96-9-2. x2.
8: 96-9-6. x1,5.
9: 96-9-7. x2.
10: 96-9-1. x1.
11: 95-K-1. x1.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	121–134	München, 15. 12. 1998

Bullatimorphites aus dem Oberbathon (Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran)

Von Kazem Seyed-Emami, Gerhard Schairer & Seyed Ali Aghanabati *)

Mit 3 Abbildungen und 4 Tafeln

Kurzfassung

Aus den Grenzschichten Parvadeh-/Baghamshah-Formation NW Kamar-e-Mehdi (SW Tabas) werden folgende Ammoniten beschrieben: *Alcidellus* aff. *tenuistriatus*, *Prohecticoceras haugi*, *Bullatimorphites* cf. *costatus*, *Kheraiceras* sp. und die neuen Arten: *Bullatimorphites hermi* Seyed-Emami n. sp. und *Bullatimorphites parvadehi* Seyed-Emami n. sp. Anhand dieses und früher aufgesammelten Materials wird die Fauna dem tieferen Oberbathon zugerechnet.

Abstract

The following ammonite species are described from the boundary beds of Parvadeh/ Baghamshah Formation NW of Kamar-e-Mehdi, SW Tabas: *Alcidellus* aff. *tenuistriatus*, *Prohecticoceras haugi*, *Bullatimorphites* cf. *costatus*, *Kheraiceras* sp., and the new species: *Bullatimorphites hermi* Seyed-Emami n. sp., and *Bullatimorphites parvadehi* Seyed-Emami n. sp. Based on the present and earlier collections, the beds can be attributed to Late Bathonian.

Einleitung

Die vorliegenden Ammoniten wurden in den Wintermonaten 1995/1996 im Rahmen einer wissenschaftlichen Untersuchung der Jura-Ablagerungen im Raum Tabas-Kerman aufgesammelt. Sie fanden sich im Grenzbereich zwischen Parvadeh- und Baghamshah-Formation. Die Fundstelle befindet sich ca. 15 km NW des Bergs und der Fluoritmine Kamar-e-Mehdi, ca. 100 km SW Tabas (Abb. 1).

Die Parvadeh-Formation transgrediert in diesem Gebiet mit einem feinkörnigen Quarzkonglomerat (Mächtigkeit: 2 m) auf die siliziklastischen Gesteine der Hojedk-Formation. Sie erreicht eine Mächtigkeit um 60 m und besteht zum großen Teil aus einer Wechselfolge von sandigen Mergeln und sandigen Kalken. Die hangenden 10 m umfassen schwarze, onkolithische Schwammkalke, die in den letzten Metern mit dunklen Mergeln wechsellagern und stellenweise eine reiche Ammonitenfauna führen.

* Prof. Dr. K. Seyed-Emami, University of Tehran, Faculty of Engineering, P.O. Box 11365-4563, Tehran, Iran; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; Dr. S.A. Aghanabai, Geological Survey of Iran, P.O. Box 11365-5474, Tehran, Iran.

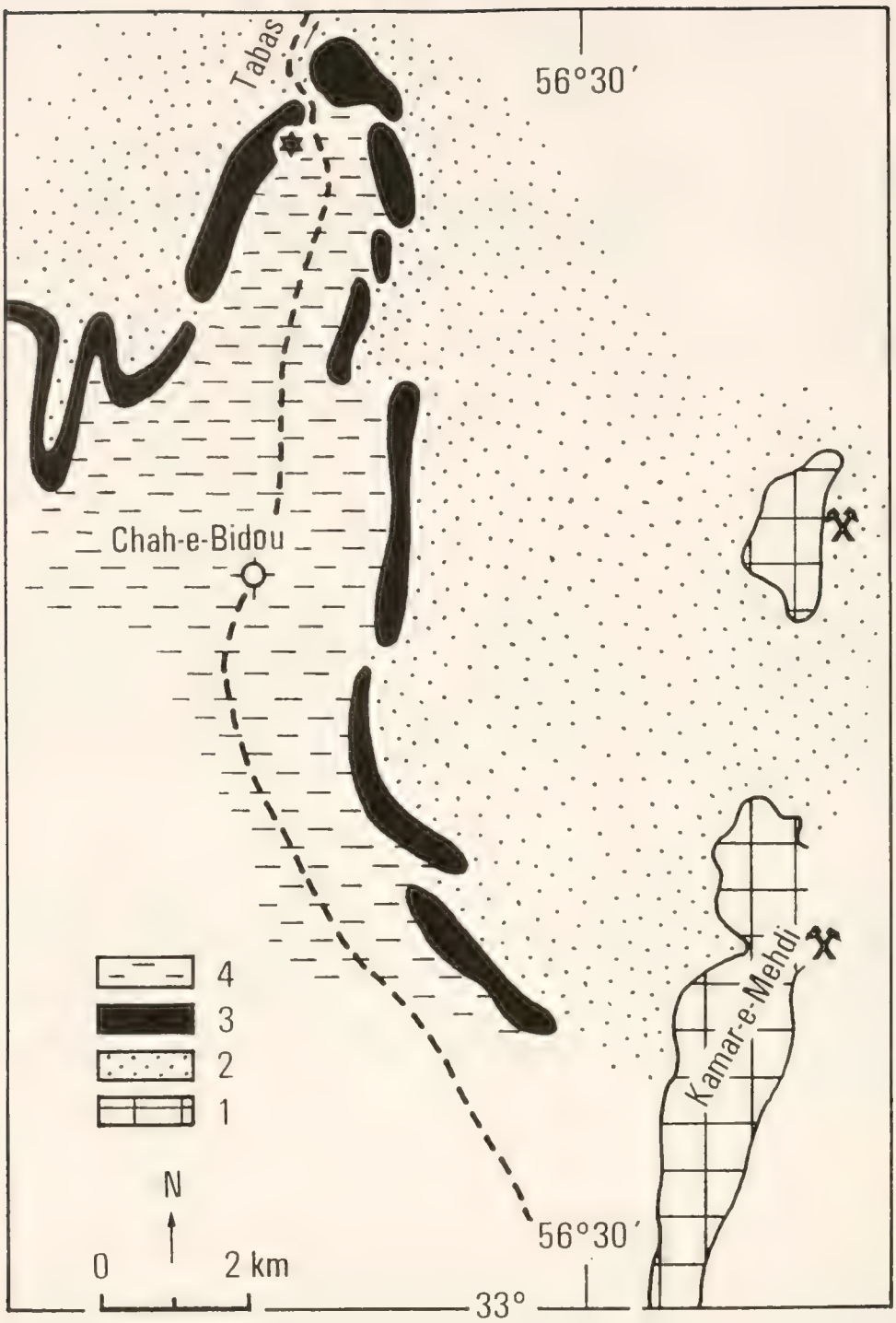


Abb. 1: Geologische Skizze des Gebietes NW Kamar-e-Mehdi (ca. 100 km SW Tabas). 1: Shotori-Formation (Trias); 2: Shemshak-/Hojedk-Formation; 3: Parvadeh-Formation; 4: Baghamshah-Formation; * Fossilfundpunkt.

Die anschließend beschriebene Fauna stammt aus einem Bereich von ca. 15 m Mächtigkeit um die Grenze Parvadeh-/Baghamshah-Formation (Abb. 2). Auffallend ist die relativ große Anzahl an gut erhaltenen *Bullatimorphites* (>30 Exemplare), die eine eingehende Bearbeitung erlaubten.

Der hier untersuchte Fundpunkt 96-11 (Bullatimorphites-Horizont) entspricht etwa dem Fundpunkt 16 in SEYED-EMAMI et al. (1991). Das gemeinsame Vorkommen der späten Bullatimorphiten (mit deutlich Tendenzen zu *Kheraiceras*) mit Ammoniten des Oberbathon wie *Prohecticoceras haugi* (POPOVICI-HATZEG) und *Alcidellus* aff. *tenuistriatus* (GROSSOUVRE) und das Auftreten von *Kheraiceras* in den darauffolgenden Schichten erlaubt, diese Fauna in

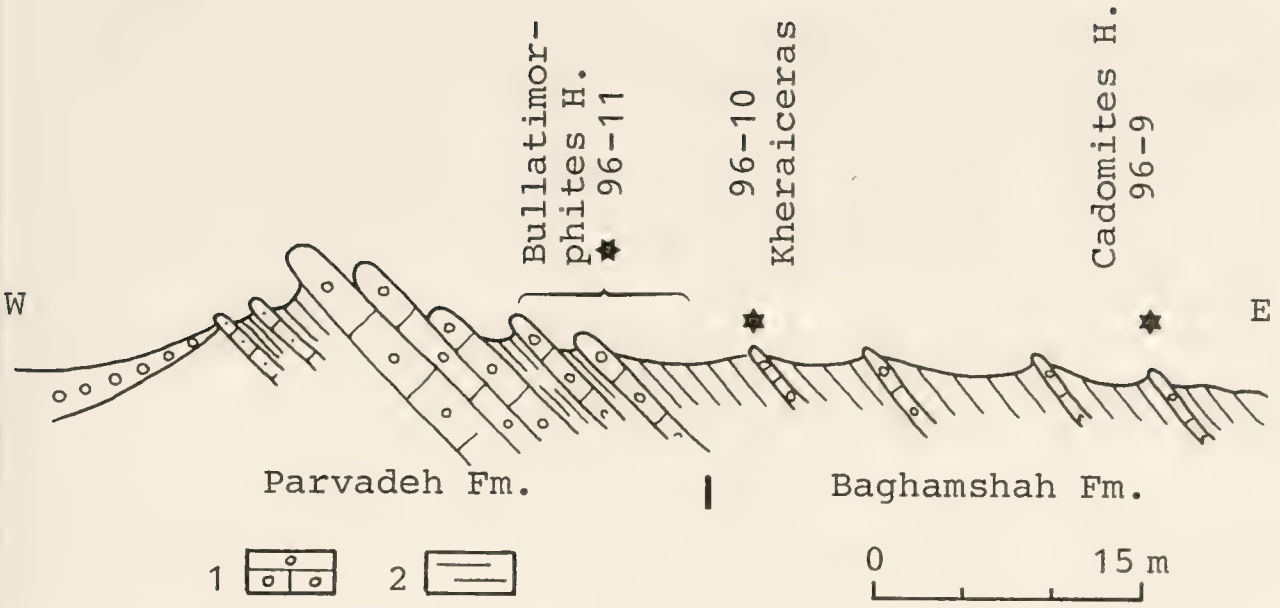


Abb. 2: Geologisches Profil ca. 15 km NW Kamar-e-Mehdi. 1: Mergel; 2: Schwarzer, onkolithischer Kalk; * Fossilhorizont.

das tiefere Oberbathon (Retrocostatum-Zone) einzustufen. Dies wird auch durch den Fund von *Prohecticoceras retrocostatum* (GROSSOUVRE) zusammen mit kleinwüchsigen Cadomiten aus einem Horizont (96-9 = Cadomites-Horizont; SEYED-EMAMI et al., 1988) ca. 20 m über den Parvadeh-Kalken, in der unteren Baghamshah-Formation, bestätigt.

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsvorhabens der Universität Tehran, des Geological Survey of Iran, des Instituts für Paläontologie der Universtät Würzburg, des Instituts für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg und des Instituts für Paläontologie und historische Geologie der Ludwig-Maximilians-Universität, München. Sie wurde im Rahmen eines von der National Geographic Society geförderten Forschungsvorhabens (# 5888-97) erstellt. Allen diesen Institutionen möchten wir für ihr Entgegenkommen danken. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. BERGMEIER, die Zeichenarbeiten von Herrn K. DOSSOW, München, ausgeführt. Das Material wird vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
Nw%	Nabelweite in % des Dm
SR/2	Anzahl der Sekundärrippen auf 1/2 Umgang
UR/2	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1/2 Umgang
Wb%	Windungsbreite in % des Dm
Wh%	Windungshöhe in % des Dm

Beschreibung der Ammoniten

Bullatimorphites hermi SEYED-EMAMI n. sp.
Taf. 1, Fig. 3-4; Taf. 2, Fig. 1

1991 *Bullatimorphites* aff. *ymir* (OPPEL 1862) - SEYED-EMAMI et al.: 72; Taf. 3, Fig. 1-4.

M a t e r i a l. Über 30 z.T. gut erhaltene und ausgewachsene Exemplare, z.T. mit Schalenerhaltung.

S t r a t u m t y p i c u m. Oberste Parvadeh-Formation bis unterste Baghamshah-Formation; Grenzbereich Mittel-/Oberbathon.

L o c u s t y p i c u s. Ca. 5 km S der Wasserstelle Chah-e-Bidou (NW Kamar-e-Mehdi, SW Tabas, Zentraliran; E 56° 27', N 33° 06').

D e r i v a t i o n o m i n i s. Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. DIETRICH HERM, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Ludwig-Maximilians-Universität, München. Prof. HERM zeigte stets Interesse für die Forschungsvorhaben im Iran und unterstützte sie im Rahmen des Möglichen.

D i a g n o s e. Relativ großwüchsige, aufgeblähte Art von *Bullatimorphites* mit recht feiner Berippung.

Merkmalswerte von *B. hermi*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	UR/2	SR/2
95-11-12	20	25				
(90-16-11)	23	27	75	26	16	
	40	18	90	50		
(90-16-61)	58	16	86	46		
95-11-5	74	14	50	14	30	
95-11-1	91	19	59	46	30	
	(Beginn der Wohnkammer)					
95-11-2	117	25	52	38		
	(Holotypus; auf der Wohnkammer)					

H o l o t y p u s. Der Holotypus ist ein fast komplettes Exemplar mit einem Durchmesser von 120 mm. Die Wohnkammer nimmt etwa 3/4 der letzten Windung ein. Der Phragmokon ist auf dem letzten Abschnitt stark aufgebläht und hat einen Enddurchmesser von ca. 80 mm. Mit Beginn der Wohnkammer tritt eine deutliche Egression auf, der Nabel verflacht und die Windungsbreite nimmt ab. Der Windungsquerschnitt ist am Ende der Wohnkammer fast hochoval.

Die Berippung ist auf dem Phragmokon relativ dicht und fein. Die rectiradiaten Umbilikalrippen beginnen an der Naht und teilen sich hoch auf der Flanke in 2 Sekundärrippen. Einzelne Rippen laufen ungeteilt durch. Die schwach prorsiradiaten Sekundärrippen ziehen mit einer leicht konkaven Flexur über die wohlgerundete Externseite. Auf der Wohnkammer wird die Berippung deutlich gröber und weiterständig. Die Umbilikalrippen rücken vom Nabel ab und werden gegen das Ende der Wohnkammer auffallend schwächer.

P a r a t y p u s. Der Paratypus ist das bei SEYED-EMAMI et al. (1991: Taf. 3, Fig. 2) abgebildete Exemplar. Er ist ein ebenfalls ausgewachsenes, einseitig leicht korrodiertes Stück mit einem Enddurchmesser von 120 mm. Beschreibung und Differentialdiagnose s. SEYED-EMAMI et al. (1991: 72).

B e m e r k u n g e n. Die neue Art ist auf den Innenwindungen relativ dicht berippt, deutlich evolut und wenig aufgebläht. Im Lauf der Ontogenese wird sie dann involuter und mehr oder weniger kugelförmig, mit einem breitovalen Windungsquerschnitt. Auf der Wohnkammer tritt eine klare, stetige Egression ein. Die Windungsbreite nimmt ab, so daß der Windungsquerschnitt am Ende der Wohnkammer fast hochoval wird. Die vorliegenden Exemplare erreichen eine Endgröße von ca. 120 mm, wobei das Ende des Phragmokons bei 80 - 85 mm Durchmesser liegt.

Nahe verwandte Arten sind, wie bereits von SEYED-EMAMI et al. (1991: 72) dargelegt wurde, *B. latecentratus* (QUENSTEDT) und *B. ymir* (OPPEL). Die neue Art unterscheidet sich von diesen beiden Arten durch stärkere Aufblähung am Ende des Phragmokons und eine geringere Egression der Wohnkammer, die besonders beim Holotypus zu erkennen ist. In dieser

Hinsicht zeigt sie deutliche Tendenzen zu *Kheraiceras*, von der sich die neue Art durch das Fehlen des Knickes zu Beginn der Wohnkammer unterscheidet. Zu den Unterschieden zwischen *Bullatimorphites* und *Kheraiceras* s. HAHN (1971: 99), GALACZ (1980: 78) und WESTERMANN & CALLOMON (1988: 80).

Weitere ähnliche Arten sind *Bullatimorphites* sp. 1 in SANDOVAL (1983: 560; Taf. 70, Fig. 1, 2) und *Bullatimorphites* (*Kheraiceras*?) n. sp. A in PANDEY & WESTERMANN (1988: 149, Fig. 2). Es muß hervorgehoben werden, daß Innenwindungen der oben angeführten Arten praktisch nicht zu unterscheiden sind.

Bullatimorphites parvadehi SEYED-EMAMI n. sp.
Taf. 3, Fig. 1; Abb. 3

M a t e r i a l. 6 Exemplare, z.T. mit Schalenerhaltung.

S t r a t u m t y p i c u m. Oberste Parvadeh-Formation, Grenzbereich Mittel-/Oberbathon.

L o c u s t y p i c u s. Ca. 5 km südlich der Wasserstelle Chah-e-Bidou (NW Kamar-e-Mehdi, SW Tabas, Zentraliran; E 56° 27' N 33° 06').

D e r i v a t i o n o m i n i s. Nach der Kohlenregion Parvadeh, ca. 60 km SW Tabas. Danach ist auch die Parvadeh-Formation benannt.

D i a g n o s e. Eine großwüchsige, relativ aufgeblähte Art von *Bullatimorphites* mit auffällig grober und durchhaltender Berippung auf der Wohnkammer.

Merkmalswerte von *B. parvadehi*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	UR/2	SR/2
95-11-18	128	30	47	37	9	40
	(Holotypus, auf der Wohnkammer)					
95-14-1	89	29	36	9	30	
	(auf der Wohnkammer)					
95-11-17	88	29	50	39	10	32
	(Paratypus, auf der Wohnkammer)					
	64	84				
	(Paratypus, am Ende des Phragmokons)					

H o l o t y p u s. Der Holotypus ist ein einseitig etwas korrodiertes, komplettes Exemplar mit einem Durchmesser von ca. 130 mm. Das Ende des Phragmokons liegt bei einem Durchmesser von etwa 85 mm. Sein Windungsquerschnitt ist auf der letzten Windung deutlich aufgebläht, breitoval, der Nabel relativ eng. Am Übergang zur Wohnkammer erfolgt eine stetige Egression, ohne Knick. Die Windungsbreite nimmt sichtbar ab, der Windungsquerschnitt wird rundlich-oval.

Die Berippung ist auf dem letzten Teil des Phragmokons recht grob. Die rectiradiaten Umbilikalrippen teilen sich auf der Flanke in drei etwa gleich kräftige Sekundärrippen. Auf der Wohnkammer sind die Umbilikalrippen knotenartig verstärkt und teilen sich tief auf der Flanke in drei Sekundärrippen. Eine zusätzliche Schaltrippe ist gewöhnlich vorhanden. Die kräftige Berippung hält bis zum Ende der Wohnkammer durch.

P a r a t y p u s. Der Paratypus ist im Gegensatz zum Holotypus ein deutlich kleineres Exemplar von ca. 90 mm Durchmesser. Das Ende des Phragmokons liegt bei ca. 64 mm Durchmesser. Der letzte Teil des Phragmokons ist relativ involut und stark aufgebläht, der Windungsquerschnitt breit-oval. Beim Übergang zur Wohnkammer nimmt die Windungsbreite rasch ab, verbunden mit einer stetigen Egression.

Abb. 3: *Bullatimorphites parvadehi* SEYED-EMAMI n. sp. 95-11-17. x1.

Die evolute Innenwindung (bei ca. 30 mm Durchmesser) besitzt eine feine Berippung. Auf dem letzten Abschnitt des Phragmokons und auf der Wohnkammer ist die Berippung dagegen auffallend grob. Die knotenartig verdickten Umbilikalrippen teilen sich auf der Flanke gewöhnlich in drei Sekundärrippen. Diese ziehen mit einem leichten, nach vorn gerichteten Bogen über die wohlgerundete Externseite.

B e m e r k u n g e n. Die neue Art zeichnet sich durch die auf der Wohnkammer grobe und durchhaltende Berippung vor allen bekannten *Bullatimorphites*-Arten aus. Obwohl der Paratypus gegenüber dem Holotypus ein deutlich kleineres Exemplar ist, stimmt er aber in allen weiteren Merkmalen damit überein. Das Exemplar 95-11-16 vermittelt in der Größe zwischen beiden.

In der Größe und der groben Berippung erinnert der Paratypus etwas an *Rugiferites*, wie z.B. an *Tulites* (*Rugiferites*) *rugifer* (BUCKMAN) in ARKELL (1954: 104; Taf. 13, Fig. 3). Die neue Art unterscheidet sich jedoch von allen Tulitiden durch ein auf dem letzten Teil aufgeblähten Phragmokon und die deutliche Egression und rasche Abnahme der Windungsbreite auf der Wohnkammer.

Ein mit dem Paratypus vergleichbares Exemplar ist *Bullatimorphites* (*B.*) cf. *costatus* ARKELL in WESTERMANN & CALLOMON (1988: 81; Taf. 17, Fig. 5) von der Sula-Insel (Indonesien). Eine weitere ähnliche Form ist *Bullatimorphites subcostatus* BESNOSOV in BESNOSOV & MITTA (1993: 251; Taf. 56, Fig. 1, 2; Taf. 57, Fig. 1; Taf. 58, Fig. 2).

Der Holotypus läßt sich aufgrund der groben Umbilikalberippung z.T. mit *Bullatimorphites* sp. 2 in SANDOVAL (1983: 561; Taf. 69, Fig. 3) vergleichen.

Vom durch ARKELL (1954: 107) designierten Holotypus zu *Bullatimorphites costatus* ARKELL in LISSAJOUS (1923: Taf. 18, Fig. 1) unterscheidet sich die neue Art durch eine noch gröbere Innenberippung und dichtere Externberippung auf der Wohnkammer. Der ebenfalls grobberippte *Bullatimorphites serpenticonus* ARKELL (1954: 111; Abb. 38) ist deutlich evoluter

und weniger aufgebläht. Bei *Bullatimorphites stephanovi* GALACZ (1980: 81; Taf. 17, Fig. 2; Taf. 18, Fig. 1) ist die Umbilikalberippung auf der Wohnkammer deutlich schwächer ausgebildet (s.a. KRYSTYN, 1972: 290).

Bullatimorphites cf. *costatus* ARKELL
Taf. 4, Fig. 1

cf. 1923 *Sphaeroceras bullatum* D'ORBIGNY - LISSAJOUS: Taf. 18, Fig. 1.
cf. 1954 *Bullatimorphites costatum* - ARKELL: 107.
cf. 1980 *Bullatimorphites* sp. - GALACZ: 82; Taf. 18, Fig. 2.
cf. 1983 *Bullatimorphites* (*Bullatimorphites*) *costatus* ARKELL, 1954 - SANDOVAL: 556; Taf. 69, Fig. 1, 2; Taf. 71, Fig. 2; Abb. 147 E: D; 149 E: F; 151.
cf. 1988 *Bullatimorphites* (*Bullatimorphites*) cf. *costatus* ARKELL, 1952 - WESTERMANN & CALLOMON: 81; Taf. 17, Fig. 5.

M a t e r i a l. 1 Exemplar aus der oberen Parvadeh-Formation bei Chah-e-Bidou; 95-11-15.

Merkmalswerte von *B.* cf. *costatus*

	Dm	Wb%	Wh%
95-11-15	65	85	54
	(am Ende des Phragmokons)		

B e s c h r e i b u n g. Das Exemplar ist ein ausgewachsener *Bullatimorphites* mit ca. 1/3 der Wohnkammer. Das Ende des Phragmokons befindet sich bei ca. 65 mm Durchmesser. Der Phragmokon ist stark aufgebläht, relativ involut und relativ dicht berippt. Zu Beginn der Wohnkammer tritt eine leichte Egression ein, die Windungsbreite nimmt ab und die Berippung wird deutlich gröber und weiterständig. Der Windungsquerschnitt auf der Wohnkammer ist bei einem Durchmesser von 80 mm breitoval.

B e m e r k u n g e n. Das Exemplar zeigt gute Übereinstimmung mit dem von ARKELL (1954) designierten Holotypus in LISSAJOUS (1923: Taf. 18, Fig. 1), insbesondere aber mit seiner Fig. 2, die möglicherweise als Innenwindung in Frage kommt. Ein weiteres sehr ähnliches Stück ist *B.* cf. *costatus* ARKELL in WESTERMANN & CALLOMON (1988: 81; Taf. 17, Fig. 5).

Gegenüber *Bullatimorphites hermi* SEYED-EMAMI n. sp. hat das vorliegende Exemplar eine gröbere Berippung, vor allem auf der Wohnkammer, während sie im Vergleich mit *Bullatimorphites parvadehi* SEYED-EMAMI n. sp. weniger grob erscheint. Auf die Ähnlichkeit mit *Kheraiceras* sind bereits WESTERMANN & CALLOMON (1988: 82) eingegangen.

V o r k o m m e n. Ähnliche Formen werden aus Spanien, Ungarn und der Sula-Insel aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberbathon angeführt. Im Zentraliran wurde die Art zusammen mit weiteren *Bullatimorphites*-Arten und *Prohecticoceras* in der oberen Parvadeh-Formation aufgesammelt und gehört wahrscheinlich in das Oberbathon.

Kheraiceras sp.
Taf. 4, Fig. 2

M a t e r i a l. 1 Exemplar mit Schalenerhaltung aus dem basalen Teil der Baghamshah-Formation bei Chah-e-Bidou; 95-11-14.

Merkmalswerte von *Kheraiceras* sp.

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%	SR/2
95-11-14	70	6	85	47	34

B e s c h r e i b u n g. Das Gehäuse ist stark aufgebläht, fast sphaerocon, der Windungsquerschnitt breit-nierenförmig, der Nabel sehr eng, der Nabelrand deutlich geknickt.

Die Berippung ist relativ fein und dicht. Die fast rectiradiaten Umbilikalrippen beginnen tief auf der Nabelwand und teilen sich unregelmäßig auf der Flanke in zwei gleich starke Sekundärrippen. Einzelne Rippen laufen ungeteilt durch. Die Sekundärrippen ziehen in einem konvexen Bogen über die wohlgerundete Externseite.

B e m e r k u n g e n. Die deutlich geknickte Nabellinie spricht für eine Zugehörigkeit zu der Gattung *Kheraiceras*. Das Ende des Phragmokons läßt sich allerdings aufgrund der Schalenerhaltung nicht bestimmen und somit die Lage des Knicks in der Nabellinie. Vom z.T. ähnlichen *Bullatimorphites hermi* n. sp. unterscheidet sich *Kheraiceras* sp. durch eine stärkere Aufblähung, engeren Nabel und besonders durch den Knick in der Nabellinie.

V o r k o m m e n. Das Exemplar wurde unmittelbar über den oberen Kalken der Parvadeh-Formation in den basalen Mergeln der Baghamshah-Formation gefunden und dürfte damit aus dem tieferen Oberbathon stammen.

Alcidellus aff. *tenuistriatus* (Grossouvre)
Taf. 1, Fig. 1

aff. 1888 *Ammonites tenuistriatus* nov. sp. - Grossouvre: 374; Taf. 4, Fig. 7.

M a t e r i a l. 1 Phragmokon in Steinkernerhaltung aus der oberen Parvadeh-Formation bei Chah-e-Bidou (SW Tabas); 96-11-13.

Merkmalswerte von *A.* aff. *tenuistriatus*

	Dm	Nw%	Wb%	Wh%
96-11-13	35	18	24	51

B e m e r k u n g e n. Beschreibung und Synonymieliste in Seyed-Emami et al. (1991: 70).

V o r k o m m e n. *A. tenuistriatus* ist aus dem Oberbathon von Europa und der Sula-Insel bekannt. Auch das Vorkommen im Zentraliran dürfte dieser Zeit angehören.

Prohecticoceras haugi (Popovici-Hatzeg)
Taf. 1, Fig. 2

1973 *Oppelia* (*Alcidia*) *haugi* (Popovici-Hatzeg) - Paidschadze: 54; Taf. 16, Fig. 3-5; Taf. 34, Fig. 6; Taf. 35, Fig. 8.

cf. 1988 *Prohecticoceras* cf. *haugi* (Popovici-Hatzeg, 1905) - Westermann & Callomon: 34; Taf. 2, Fig. 6,7.

1991 *Prohecticoceras haugi* (Popovici-Hatzeg) - Seyed-Emami et al.: 71; Taf. 2, Fig. 12 (mit Synonymieliste).

1993 *Prohecticoceras haugi* (Popovici-Hatzeg) - Besnosov & Mitta: 58; Taf. 4, Fig. 7,9.

M a t e r i a l. 2 Steinkerne aus der oberen Parvadeh-Formation bei Chah-e-Bidou (SW Tabas); 96-11-10, 96-11-11.

Merkmalswerte von *P. haugi*

	Dm	Nw%	Wh%
96-11-10	49	16	53

B e s c h r e i b u n g. Bei Exemplar 96-11-10 ist das Gehäuse bei Durchmesser 50 mm noch gekammert, involut, der Windungsquerschnitt hochdreieckig. Der mäßig hohe Kiel wird von wenig breiten Schultern begleitet. Der Nabel ist scharf umrissen, die Nabelwand senkrecht.

Die Berippung ist hecticoceratid. Die Umbilikalrippen sind prorsiradiat und schwach ausgebildet. Sie teilen sich auf der Flankenmitte fast regelmäßig in zwei Sekundärrippen auf. Diese verlaufen deutlich rursiradiat und stehen beinahe rechtwinklig zu den Umbilikalrippen. Die Sekundärrippen werden extern breiter und ziehen in einem konkaven Bogen an die Schultern, wo sie in stumpfe, spiral ausgezogene Knoten übergehen.

B e m e r k u n g e n. *P. haugi* hebt sich von anderen Arten der Gattung durch die extern breiter werdenden Sekundärrippen, die an den Schultern in spiral ausgezogene, stumpfe Knoten übergehen, ab.

V o r k o m m e n. *P. haugi* ist aus Österreich, Rumänien, Sizilien, dem Kaukasus und Indonesien bekannt und wird häufig aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberbathon und dem basalen Oberbathon angeführt.

Schriftenverzeichnis

Arkell, W.J. (1951-1958): A monograph of English Bathonian ammonites. - Palaeontogr. Soc., **1951-1958**: VIII+264 S., 33 Taf., 83 Abb.; London.

Beznosov, N.V. & Mitta, V.V. (1993): The late Bajocian and Bathonian ammonitids of the northern Caucasus and Central Asia. - 347 S., 59 Taf., 4 Abb.; Moskau.

Galacz, A. (1980): Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary. - Geol. Hungarica, Ser. Palaeont., **39**: 227 S., 36 Taf., 116 Abb.; Budapest.

Grossouvre, A. (1888): Etudes sur l'étage Bathonien. - Bull. Soc. géol. France, 3. Sér., **16** (1887-1888): 366-401, Taf. 3-4, 3 Abb.; Paris.

Hahn, W. (1971): Die Tulitidae S. Buckman, Sphaeroceratidae S. Buckman und Clydoniceratidae S. Buckman (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura Epsilon) im südwestdeutschen Jura. - Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **13**: 55-122, Taf. 1-9, 13 Abb.; Freiburg i.Br.

Krystyn, L. (1972): Die Oberbajocium- und Bathonium-Ammoniten der Klaus-Schichten des Steinbruches Neumühle bei Wien (Österreich). - Ann. naturhist. Mus. Wien, **76**: 195-310, 24 Taf., 29 Abb.; Wien.

Lissajous, M. (1923): Etude sur la faune du Bathonien des environs de Macon. - Trav. Lab. Géol., Fac. Sci. Lyon, Fasc. 3, Mém. **3**: 3-112, Taf. 1-24, 24 Abb.; Lyon.

Pajchadze, T.A. (1973): Zur Stratigraphie und Fauna oberjurassischer Ablagerungen Südossetiens. - Akad. Nauk Grusinskoi SSR, Geol. Inst., Trudy, **41**: 99 S., 35 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; Tbilisi.

Pandey, D.K. & Westermann, G.E.G. (1988): First record of Bathonian *Bullatimorphites* (Jurassic, Ammonitina) from Kachchh, India. - J. Paleont., **62** (1): 148-150, 2 Abb.; Lawrence.

Sandoval Gabarron, J. (1983): Bioestratigrafia y paleontologia (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Beticas. - Tesis Doctoral, Text+Atlas: XIV+613 S., 72 Taf., 156 Abb.; Granada (Universidad de Granada).

Seyed-Emami, K.; Schairer, G.; Aghanabati, S.A. & Fazl, M. (1991): Ammoniten aus dem Bathon der Gegend von Tabas-Nayband (Zentraliran). - Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 65-100, 8 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; München.

Seyed-Emami, K; Schairer, G.; Aghanabati, S.A.; Fürsich, F.T.; Senowbari-Daryan, B. & Majidifard, M.R. (1998): *Cadomites* aus der unteren Baghamshah-Formation (Oberbathon, Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 111-119, 1 Taf., 2 Abb.; München.

Westermann, G.E.G. & Callomon, J.H. (1988): The Macrocephalitinae and associated Bathonian and early Callovian (Jurassic) ammonoids of the Sula Island and New Guinea. - Palaeontographica, A, **203** (1-3): 1-90, 19 Taf., 24 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Tafelerläuterungen

Soweit nichts anderes angegeben wird, stammen die Stücke aus der Parvadeh-Formation. Sie sind in natürlicher Größe reproduziert.

Tafel 1

Fig. 1: *Alcidellus* aff. *tenuistriatus* (Grossouvre). 96-11-13.
Fig. 2: *Prohecticoceras haugi* (Popovici-Hatzeg). 96-11-10.
Fig. 3: *Bullatimorphites hermi* Seyed-Emami n. sp. (90)-16-11.
Fig. 4: *Bullatimorphites hermi* Seyed-Emami n. sp. 95-11-5.

Tafel 2

Fig. 1: *Bullatimorphites hermi* Seyed-Emami n. sp. Holotypus. 95-11-2.

Tafel 3

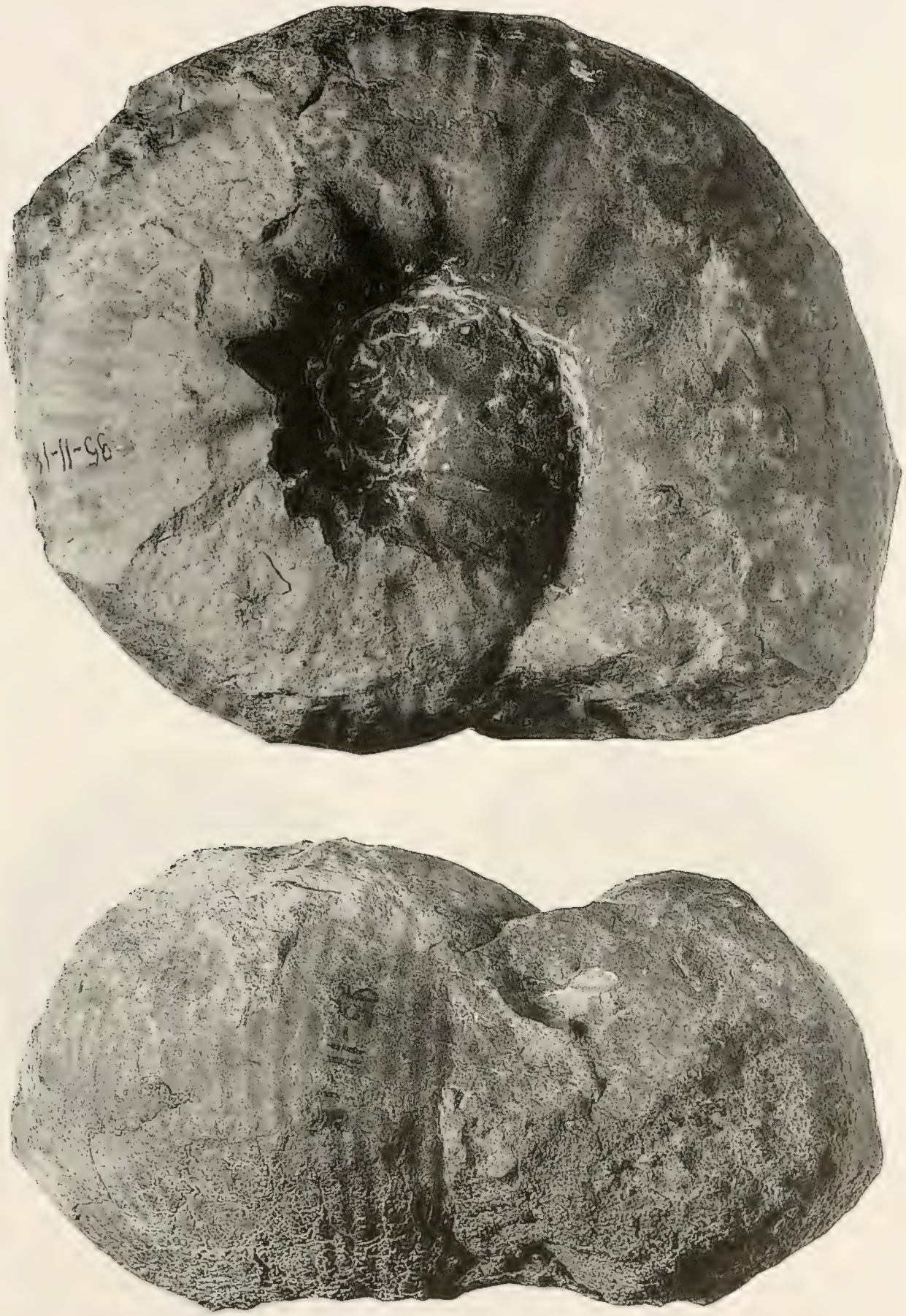
Fig. 1: *Bullatimorphites parvadehi* Seyed-Emami n. sp. Holotypus. 95-011-18.

Tafel 4

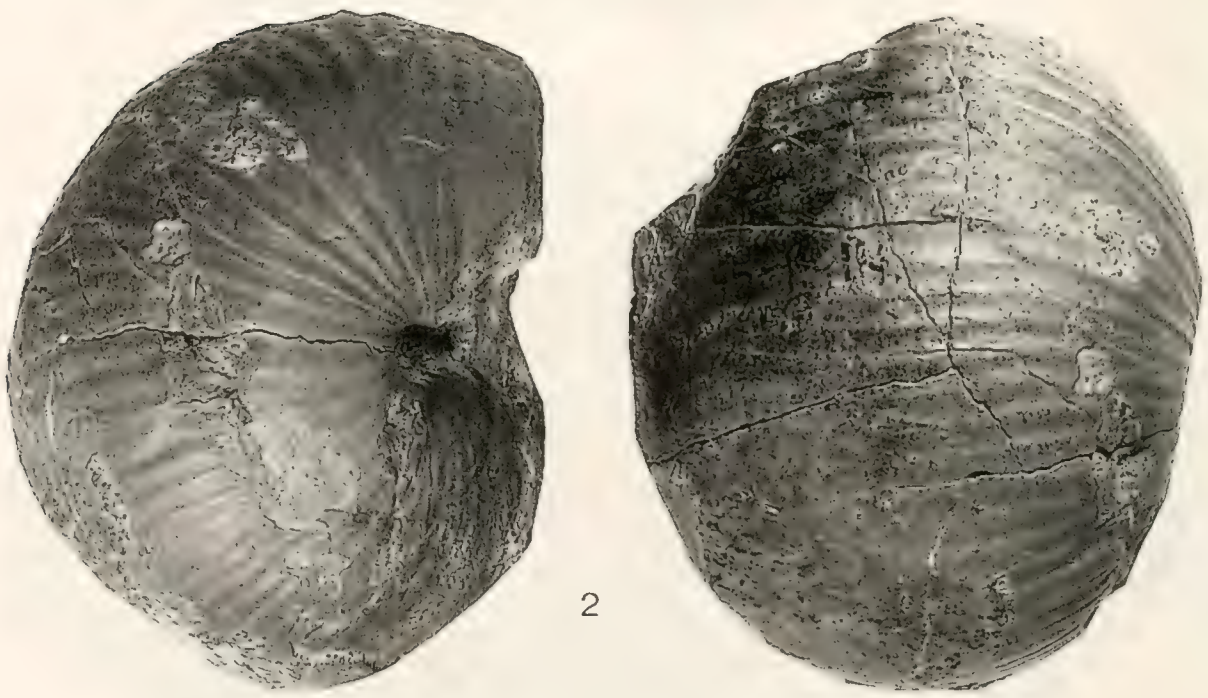
Fig. 1: *Bullatimorphites* cf. *costatus* Arkell. 95-11-15.
Fig. 2: *Kheraiceras* sp. Untere Baghamshah-Formation. 95-11-14.

1
2
3
4

95-11-2



1



2

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	135–165	München, 15. 12. 1998

Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 14.** Ostracoden

Von Wolfgang Witt*)

Mit 2 Tabellen und 3 Tafeln

Kurzfassung

Die mikropaläontologische Untersuchung von 6 Proben aus der Oberen Süßwassermolasse von Sandelzhausen in Bayern lieferte neben einer Anzahl von Characeen-Oogonien eine mäßig reiche Ostracodenfauna. Fünfzehn Arten werden unterschieden, davon können acht wegen ihrer geringen Anzahl oder bruchstückhafter Erhaltung nur in offener Nomenklatur angeführt werden.

Die Ostracodenfauna ist in das Karpat bis unterstes Baden einzustufen und bestätigt damit die kürzlich revidierte Einstufung der Fossil-Lagerstätte von Sandelzhausen mittels Mammalia: Unterstes Mittelmiozän (unterstes Baden, MN 5).

Auch die Interpretation des Ablagerungsmilieus stimmt mit der basierend auf Vertebraten überein: Flache Altwässer und mäandrierende, träge fließende Flüsse in einer weiten Niederung in einem subtropischen Klima.

Abstract

Six samples from the Upper Freshwater Molasse of Sandelzhausen in Bavaria, Southern Germany were micropalaeontologically investigated. A moderately rich ostracod fauna was encountered together with a number of characean oogonia. Fifteen species have been distinguished, of which eight in open nomenclature only, due to their limited numbers or preservation.

The ostracod fauna indicates Karpatian to lowermost Badenian and therefore supports the recently revised stratigraphical position of the fossil deposit of Sandelzhausen based on Mammalia: Lowermost Middle Miocene (lowermost Badenian, MN 5).

The interpretation of the depositional environment coincides with the one based on vertebrates: Shallow oxbow lakes und meandering low velocity rivers in a wide alluvial plane in a subtropical climate.

For details on the locality see Fahlbusch & Gall (1970).

*) Dipl.-Geol. Dr. Wolfgang Witt, Hangstraße 16, D-84079 Gündlkofen.

**) Nr. 13: Schleich, H.-H. (1983): Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 13. *Chamaeleo bavaricus* sp. nov., ein neuer Nachweis aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. - Diese Zeitschrift, 23: 77-81, 2 Abb., 1. Taf.; München.

Résumé

L'examen micropaléontologique de six échantillons de la Molasse d'eau doux Supérieure prélevés à la localité de Sandelzhausen en Bavière, dans le sud de l'Allemagne, a révélé la présence d'une quantité moderée riche d'Ostracodes accompagnés d'un certain nombre d'oogones de Charophytes. Quinze espèces d'Ostracodes ont pu y être distinguées, huit espèces étant seulement décrites en nomenclature ouverte, à cause de leur faible quantité et de leur pauvre état de préservation.

La faune d'Ostracodes présente à cette localité indique Karpatien à Badenien le plus inférieur, confirmant la position stratigraphique du dépôt fossilifère de Sandelzhausen qui a récemment été établi, sur la base de Mammalia, comme appartenant à la partie inférieur du Miocène moyen (Badenien le plus inférieur, MN 5).

L'interprétation de l'environnement de déposition est aussi conforme à celle précédemment suggérée sur la base des vertébrés: un milieu de lacs peu profonds (méandre abandonnée), de rivières en méandres s'écoulant lentement dans une large vallée alluviale, sous un climat subtropical.

Pour une description plus détaillée de la localité, le lecteur est prié de s'en référer à Fahlbusch & Gall (1970).

1. Einleitung

Das Auftreten von Ostracoden in den Mergeln der 1959 entdeckten Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg in Bayern ist seit langem bekannt (Fahlbusch & Gall 1970: 390), jedoch wurden sie bislang nicht bearbeitet. Die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war deshalb eine erste Erfassung der Ostracodenfauna und darauf beruhend Aussagen zur Alterstellung und zum Ablagerungsmilieu der an Vertebraten so reichen Fundschicht von Sandelzhausen.

Lithostratigraphisch gehört die max. 3 m mächtige Fundschicht der unteren Serie der Oberen Süßwassermolasse, dem Nördlichen Vollschotter (Fahlbusch & Wu Wen-Yu 1981: 119), Lithozone 2 (Unger 1989: 201, Tab. 1; 214) an.

Die Fundschicht wurde bis vor kurzem in Mammals Neogene Unit 6 (MN 6) eingestuft (Bruijn *et al.* 1992: 103; Heissig 1989: 254, Abb. 4), etwa dem Baden (unteres Mittelmiozän) entsprechend (Fahlbusch 1981: Tab.1; Rögl 1996: Tab.1). Nach neuesten Ansichten ist die Fundschicht jedoch älter, MN 5 (Fahlbusch & Liebreich 1996: 10: wohl oberstes Untermiozän; Heissig, Vortrag Tübingen 12.7.1997 und frdl. mündl. Mitt.: unterstes Mittelmiozän (unterstes Baden)).

Am 2.8.1995 entnahm Prof. Dr. V. Fahlbusch, Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München eine umfangreiche Probe für Ostracodenstudien (Probe S6) und am 6.8.1996 wurden unter seiner Anleitung 5 weitere Proben (Proben S1-S5) von cand. geol. P. Witt entnommen, wobei Wert darauf gelegt wurde, nur ein etwa 5 cm dickes Schichtpaket zu erfassen.

Das abgebildete Material wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München unter den Inventarnummern BSP 1959 II 5408-5437 aufbewahrt.

Mein besonderer Dank gilt Prof. Fahlbusch für die Überlassung dieser Proben, für das Profil im Planquadrat (PQ) 33-V (Fahlbusch & Heissig, unveröff.) und für fachliche Diskussionen, und Frau Dr. A.-K. Lutz, Freiburg, für umfangreiches Topotypmaterial zu den Arbeiten von Straub (1952) und Lutz (1965) sowie weiteres Vergleichsmaterial. Beiden danke ich auch für Literatur.

Weiterhin danke ich
- Dr. F. Gramann, Dr. C.H. von Daniels und Frau Dr. C. Heunisch, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover, für das Belegmaterial zur Arbeit von Lutz (1965),
- Dr. A. Liebau, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, für einen Teil des Belegmaterials zur Arbeit von Straub (1952),
- Mgr. P. Budil und Dr. P. Čtyroký, Český Geologický Ústav, Prag, für das Belegmaterial zur Arbeit von Kheil (1964) und
- Dr. T. Jellinek, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt a. M., dafür, Belegmaterial zur Arbeit Reichenbacher (1993) einsehen zu können.
- Dr. H. Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, für die Überlassung von Typen aus dem Mittelmiozän des Steinheimer Beckens, fruchtbaren Gedankenaustausch, Begutachtung von Jugendstadien von *Fabaeformiscandona pokornyi* und Literatur.
- Frau Dr. B. Reichenbacher, Geologisches Institut der Universität Karlsruhe, für eine Otolithen-Bestimmung.
- Frau Dipl.-Geol. B. Bassler, Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Bestimmung von Characeen-Oogonien.
- Frau Dr. I. Zorn, Geologische Bundesanstalt, Wien, und Dr. F. Rögl, Naturhistorisches Museum, Wien, für Auskünfte bezüglich des Belegmaterials zur Arbeit Rzehak (1893).
- Prof. Dr. D. Herm, Direktor des Universitäts-Instituts und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Erlaubnis die reiche Bibliothek der oben genannten Institution zu benützen.
- Frau R. Liebreich vom oben genannten Institut für das Anfertigen der REM-Aufnahmen.
- Dr. E. Knobloch und Dr. P. Čtyroký, Český Geologický Ústav, Prag, für Literatur.
- Dr. M. Boeuf, London, für das Résumé.
- Cand. geol. P. Witt für das Anfertigen der Tabellen.

2. Material

Die Proben wurden vom Liegenden zum Hangenden im westlichen Teil der Grube entnommen. Der Bezugshorizont ist die Kohlelage (Fahlbusch et al. 1974: 108, Abb.1a).

Probe S1: hellgrauer Mergel mit vereinzelt Geröllen und Kalkkonkretionen, PQ (Planquadrat) 34-U, 45-50 cm unter Kohlelage.

Probe S2: hell- bis rostbrauner Geröllmergel mit Gastropodenschill, PQ 34-U, 15-20 cm unter Kohlelage.

Probe S3: hellgrauer Mergel mit vereinzelt Geröllen, PQ 34-U, 10-15 cm über Kohlelage.

Probe S4: hellgrauer Mergel, PQ 34-V, 80 cm über Kohlelage.

Probe S5: olivgraugrüner Mergel mit vereinzelt Knochen- und Gastropodenfragmenten und Geröllen, PQ 33-W, 120 cm über Kohlelage, 15 cm unter der Manganlage.

Probe S6: hellgelblichgrauer Mergel mit Schalenfragmenten und vereinzelt Kalkkonkretionen, PQ 30-W, 0-10 cm unter der Manganlage.

3. Vergleichsmaterial

An Vergleichsmaterial stand zur Verfügung: Rezente und pleistozäne Formen von verschiedenen Fundorten, Höwenegg (Obermiozän), Steinheimer Becken und Nördlinger Ries (Mittelmiozän), Oberpfälzer Braunkohlentertiär bei Regensburg, Bahneinschnitt Undorf - Nittendorf (oberes Unter- bis unterstes Mittelmiozän), Untere Süßwassermolasse bis Silvana-Schichten zwischen Ehingen und Ulm (Unter- bis unterstes Mittelmiozän), Obere Süßwassermolasse (OSM) von Heuchlingen (mittleres Mittelmiozän) und Frankfurt a. M. (Untermiozän).

4. Systematik

Die Systematik ist weitgehend die von Griffiths & Evans (1995).

Abkürzungen:

G = Gehäuse	L = Linke Klappe(n)	
K = Klappe(n)	R = Rechte Klappe(n)	
l = Länge	h = Höhe	b = Breite

Klasse Ostracoda Latreille 1806
Unterklasse Podocopa G. W. Müller 1894

Ordnung Podocopida Sars 1866
Unterordnung Podocopina Sars 1866

Überfamilie Darwinuloidea Brady & Norman 1889
Familie Darwinulidae Brady & Norman 1889

Gattung *Darwinulina* Brady & Norman 1885

Darwinulina cylindrica Straub 1952
Taf. 1, Fig. 1

*v	1952	*Darwinulina cylindrica* n. sp. - Straub: 497; Abb. 19-20.
v	1965	*Darwinulina cylindrica* Straub 1952 - Lutz: 314; Abb. 29.
	1980	*Darwinulina cylindrica* Straub 1952 - Freels: 12; Taf. 1, Fig. 1-6.
	1997a	*Darwinulina cylindrica* Straub 1952 - Janz: 13; Taf. 1, Fig. 5-9.

Maße (mm):

R: l = 0.48, h = 0.22;
G: l = 0.50, h = 0.23, b = 0.22.

Überfamilie Cypridoidea Baird 1845
Familie Candonidae Kaufmann 1900

Unterfamilie Candoninae Kaufmann 1900

Gattung *Fabaeformiscandona* Krstić 1972

Fabaeformiscandona pokornyi (Kheil 1964)
Taf. 1, Fig. 2-8

*v	1964	*Candona pokornyi* n.sp. - Kheil: 23; Taf. 2, Fig. 1-4, Abb. 1-2 (juvenil, A-2).
	1964	*Candona* aff. *luminosa* Bodina, 1961 - Kheil: 25; Taf. 2, Fig. 6-8, Abb. 3 (adult).
	1964	*Candona* sp. - Kheil: 28; Taf. 2, Fig. 5, Abb. 4 (adult).
v	1965	*Candona* n. sp. aff. *kirchbergensis* (Straub 1952) - Lutz: 288; Taf. 13, Fig. 3, Abb. 10 (adult).
pars? v	1965	*Candona* sp. juv. - Lutz: 291; Abb. 12 (juvenil, A-2).
?	1969	*Pseudocandona* sp. A 2 - Carbonnel: 47; Taf. 1, Fig. 20 -21 (juvenil, A-2).
	1980	*Candona (Candona)* aff. *devexa* Kaufmann 1900 - Freels: 77; Taf. 12, Fig. 12-14 (adult).

1980 *Candona (Candona)* aff. *luminosa* Bodina 1961 sensu Kheil 1964 - Freels: 103; Taf. 18, Fig. 1-2 (adult).

1997a *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica* (Daday 1894) - Janz: 21; Taf. 3, Fig. 5-10 (adult); Taf. 4, Fig. 1-2 (juvenil, A-1, A-2), Abb. 11 (adult).

Material: Proben S1 - S6: 16 adulte, z.T. beschädigte K; A-1 2 K; A-2 über 100 K und 17 G; A-3 1 K.

Beschreibung der adulten Form: Es liegen nur Klappen weiblicher Tiere vor, die sich nach Größenangaben und Abbildungen in Janz (1997a: 21, Tab. 13; Taf. 3, Fig. 5-10) durch geringere Größe und einen enger gerundeten Hinterrand auszeichnen.

Lutz (1965: 288) beschreibt diese Form ausführlich.

Größte Höhe etwa im letzten Drittel der Länge. In der Seitenansicht verdeckt die Wölbung der Klappe den Hinterrand zwischen dem hinteren Dorsalwinkel und dem Hinterende. Die Schale fällt hier sehr steil ab.

Die Verwachsungszone ist nur am Vorderrand sehr schmal, ventral und posteroventral ist sie wesentlich breiter mit einer Anzahl gerader, randständiger Porenkanäle. Am Hinterende befindet sich ein sehr schmales Vestibulum, während das am Vorderende sehr breit ist.

Der Ventralrand der R ist deutlicher eingebuchtet als der Ventralrand der L. Kheil (1964) beschreibt die L als *Candona* aff. *luminosa* Bodina 1961, die R als *Candona* sp. und bezieht diese Unterscheidung auch auf dieses Merkmal.

Beschreibung der R, A-1: Der gerade Dorsalrand fällt leicht nach vorne ab und ist von wenig deutlichen Dorsalwinkeln begrenzt. Der obere Teil des Vorderrandes ist gerade, der untere regelmäßig gerundet, hingegen ist der obere Teil des Hinterrandes leicht konvex und der untere Teil enger gerundet als der Vorderrand. Der Ventralrand ist deutlich eingebuchtet. Nur hier fallen Verwachsungslinie und Innenrand zusammen. Die maximale Breite der Innenlamelle mißt vorne in der Mitte des Vorderrandes etwa 0.06 mm und hinten posteroventral etwa 0.055 mm.

Beschreibung der A-2: Die Seitenansicht erinnert an ein gleichschenkeliges Trapez. Der gerade Dorsalrand geht ohne Ecke in den Vorderrand über, mit dem Hinterrand bildet er, besonders deutlich an der L, eine stumpfe Ecke. Vorder- und Hinterrand sind nahe den Dorsalwinkeln beinahe gerade. Der Hinterrand ist wesentlich enger gerundet als der Vorderrand. Der Ventralrand ist in der Mitte eingebuchtet, bei der R stärker als bei der L.

In der Dorsalansicht ist das lang gestreckte Gehäuse am Vorderende schärfer zugespitzt als am Hinterende.

Die L überragt die R besonders deutlich an den Dorsalwinkeln, im Bereich des oberen Hinterrandes and der ventralen Einbuchtung.

Im schräg auffallendem Licht zeigt die Schalenoberfläche gut erhaltener Exemplare eine sehr feine Grübchen-Ornamentation zwischen den Enden der flächenständigen Porenkanäle.

Die sehr schmale Innenlamelle zeigt die Larvennatur dieser Form an. Sie mißt am Vorderrand maximal nur etwa 0.06 mm und am unteren Teil des Hinterrandes nur etwa 0.04 mm. Die Vestibuli sind entsprechend schmal.

Die kurzen, geraden, randständigen Porenkanäle sind in der unteren Hälfte des Vorderrandes nach vorne unten geneigt. Am Hinterrand befinden sich nur sehr wenige randständige Porenkanäle. Die Muskeleindrücke entsprechen denen der Gattung.

Maße (mm):

L♀ :	l = 1.14,	h = 0.56,	b = 0.25,	l/h = 2.04;
R♀ :	l = 1.07,	h = 0.55,	b = 0.24,	l/h = 1.95;
R♀ :	l = 1.06,	h = 0.51,		l/h = 2.08;
A-1 R:	l = 0.86,	h = 0.43,	b = 0.20,	l/h = 2.0;
A-2 R:	l = 0.58-0.64,	h = 0.28-0.32,		l/h = 2.07-2.0;
A-2 L:	l = 0.61-0.67,	h = 0.30-0.35,		l/h = 2.03-1.91;
A-2 G:	l = 0.63,	h = 0.31,	b = 0.28,	l/h = 2.03;
A-3 R:	l = 0.47,	h = 0.24,		l/h = 1.96.

Die l/h Werte dieser Art von den verschiedenen Fundstellen und stratigraphischen Niveaus weichen nur wenig voneinander ab und zeigen keinen Trend:

Freels (1980: Taf. 12, Fig. 13)			L♀ 2.0	Karpat - unterstes Baden
Freels (1980: Taf. 12, Fig. 14)	R♀ 1.93			Karpat - unterstes Baden
Lutz (1965: 288)	R♀ 2.04		L♀ 2.04	Karpat - unterstes Baden
Kheil (1964: 27)			L♀ 2.05	Karpat - unterstes Baden
Diese Arbeit	R♀ 2.08			Karpat - unterstes Baden
Diese Arbeit	R♀ 1.95			Karpat - unterstes Baden
Diese Arbeit			L♀ 2.04	Karpat - unterstes Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 5)			L♂ 1.87	mittleres Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 6)	R♂ 1.93			mittleres Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 7)			L♀ 1.99	mittleres Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 8a)	R♀ 1.97			mittleres Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 8b)	R♀ 1.87			mittleres Baden
Janz (1997a: Taf. 3, Fig. 8c)	R♀ 2.11			mittleres Baden
Freels (1980: Taf. 12, Fig. 12)	R♀ 2.05			mittleres - oberes Baden
Freels (1980: Taf. 18, Fig. 1)		G♀ 2.04		mittleres Baden - Sarmat
Freels (1980: Taf. 18, Fig. 2)		G♀ 2.05		mittleres Baden - Sarmat

Bemerkungen: Auf die gute Übereinstimmung mit *Candona (Candona)* aff. *devexa* Kaufmann in Freels (1980: 77) geht Janz (1997a: 21) ein, obwohl er sie nicht ausdrücklich in Synonymie stellt.

Von *Candona (Candona)* aff. *luminosa* Bodina 1961 sensu Kheil 1964 in Freels (1980: 103) liegen nur Gehäuse vor, während von *C. (C.)* aff. *devexa* nur Klappen vorliegen. Freels (1980) geht auf Unterschiede nicht ein und es ist bedauerlich, daß sein Belegmaterial entgegen seinen Angaben (:11) bislang nicht der Sammlung des Niedersächsischen Landesamts für Bodenforschung übergeben wurde (frdl. mündl. Mitt. Dr. Gramann).

Beziehungen der adulten Form: *Candona (Candona) devexa* Kaufmann in Freels (1980: 75; Taf. 12, Fig. 7-11) wurde vom Autor (1980: Tab. 1) im Neogen und Altpleistozän der Türkei nachgewiesen und unterscheidet sich von *F. pokornyi* durch ein weniger eng gerundetes Hinterende, den geraden Verlauf des posteroventralen Innenrandes bei den weiblichen Klappen, der größeren Höhe und den konvexen Verlauf des Dorsalrandes (Freels 1980: 75, 78).

Die quartäre und rezente *F. balatonica* (Daday 1894) zeigt einen weniger eng gerundeten Hinterrand, sowie einen stumpferen hinteren Dorsalwinkel.

Candona kirchbergensis (Straub 1952) aus dem Ottnang ist kleiner und zeigt einen weniger eng gerundeten Vorderrand als die adulten *F. pokornyi*. Außerdem hat *C. kirchbergensis* die größte Höhe in der Mitte und nicht im letzten Drittel.

Beziehungen des A-2 Larvenstadiums: *Pseudocandona praecox* (Straub 1952) unterscheidet sich von den vorliegenden Jugendstadien in der Dorsalansicht durch das leicht schnabelartig

ausgezogene Vorderende. *P. praecox* ist ausserdem gedrungener und weist eine deutliche Ornamentation mit eckig begrenzten Grübchen auf.

Das Verhältnis l/h von *P. praecox* ist nach STRAUB (1952: Taf. A, Fig. 22) 1.85, nach MALZ (1962: Taf. 58, Fig. 18) 1.84, nach TRIEBEL (1963: Taf. 27, Fig. 17) 1.85 und nach KHEIL (1964: 29) 1.84-1.86.

Das Verhältnis l/h der A-2 Stadien der vorliegenden, gestreckteren Form schwankt zwischen 1.91 und 2.07. Nach den Angaben von KHEIL (1964: 25) errechnet sich ein l/h Wert von 1.98-2.10. Die von JANZ (1997a: Taf. 4, Fig. 2) abgebildete Form zeigt ein l/h Verhältnis von 1.95, nach JANZ (1997a: 21, Tab. 13) schwankt l/h zwischen 1.91 und 2.05.

Die von LUTZ (1965: 291) beschriebene Larvenform *Candona* sp. juv. ist nur unter Vorbehalt als Jugendform von *F. pokornyi* anzusprechen. Die Form ist etwas kleiner und gestreckter, l/h ist 2.07-2.2 (LUTZ 1965: 291). Unter den mir vorliegenden Exemplaren von Undorf - Nittendorf sind aber auch Formen, deren Abmessungen (l = 0.62, h = 0.31 mm) und l/h Verhältnis (2.0) dem A-2 Stadium von *F. pokornyi* entsprechen. Das l/h Verhältnis der kleineren Formen fällt hingegen in den oben angeführten Bereich.

Die Beziehung zu der folgenden Art ist ungeklärt und bedarf weiterer Studien: Die A-2 Formen von *F. pokornyi* erinnern im Umriß auch an *Pseudocandona* sp. A 2 CARBONNEL (1969: 47), die allerdings etwas kleiner ist und mit einem l/h Wert von 1.81 eher mit den A-2 Stadien von *Pseudocandona steinheimensis* zu vergleichen ist.

Bemerkungen: Exemplare des A-2 Stadiums sind die am häufigsten anzutreffenden Ostracoden in den Proben von Sandelzhausen. Sie wurden von Dr. JANZ (frdl. briefl. Mitt. 15.7.1997) eindeutig als Larvenstadien von *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica* angesprochen. Außerdem hat JANZ (1997a: 22) die Synonymie seiner *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica* mit der von LUTZ (1965) angeführten *Candona* n. sp. aff. *kirchbergensis* (STRAUB 1952) erkannt. Da das A-2 Stadium dieser Art als *Candona pokornyi* von KHEIL (1964) in die Literatur eingeführt wurde, ist dieser Artname auch auf die adulte Form anzuwenden (Internat. Regeln zool. Nomenkl., Art. 24 b (ii)).

Die in Prag (Belegmaterial zur Arbeit KHEIL 1964 in der Sammlung des Český Geologický Ústav) aufbewahrten Exemplare von *Candona* aff. *luminosa* BODINA und *Candona* sp. konnten wegen ihrer schlechten Erhaltung nicht zum Vergleich herangezogen werden, da die mit Silbernitrat geschwärzten Klappenfragmente stark verbogen sind. Von *Candona pokornyi* liegen 3 beschädigte Klappen vor.

Gattung *Pseudocandona* KAUFMANN 1900

Pseudocandona praecox (STRAUB 1952)

Taf. 1, Fig. 9

*v 1952 *Candona praecox* n. sp. - STRAUB: 483; Taf. A, Fig. 22-23.
1962 *Candona praecox* STRAUB 1952 - MALZ: 396; Tab. 22, Taf. 58, Fig. 18.
1963 *Candona praecox* STRAUB, 1952 - TRIEBEL: Taf. 27, Fig. 17.
v 1964 *Candona praecox* STRAUB, 1952 - KHEIL: 29; Taf. 1, Fig. 7- 8; Taf. 4, Fig. 4, 6.

Material: Probe S5: 2 juv. K (A-2), davon 1 K beschädigt.

Maße (mm):

R: l = 0.62;

L: l = 0.59, h = 0.33.

Beziehungen: *Pseudocandona praecox* (STRAUB 1952), eine Jugendform, ist nach LÜTTIG (1955: 155) der *C. rostrata*-Gruppe zuzuordnen. Auch TRIEBEL (1963: 166) betrachtet sie als eine Jugendform und vermutet, daß sie zu mehreren Arten gehört, während LUTZ (1965: 286-

288) sie als Jugendstadium von *Candona compressa* (Koch 1838) = *Pseudocandona steinheimensis* (Sieber 1905) (Janz 1992: 12) betrachtet, eine Interpretation, die nach Janz (1992: 14) nicht auszuschließen ist.

Pseudocandona praecox wird von Straub (1952: Tab. 4) aus den Ehinger und den Ulmer Schichten (Eger) und den Silvana-Schichten (Grenzbereich Ottnang/Karpat) angeführt. Die mir von Frau Dr. Lutz überlassene Zelle mit *Candona praecox* ist mit 'Diss. E. Straub, aus verschiedenen Proben' etikettiert und es muß daher angenommen werden, daß sie Exemplare von *C. praecox* aus diesen verschiedenen Schichten enthält. Tatsächlich entspricht die Mehrzahl der Exemplare in dieser Zelle dem A-2 Stadium von *Pseudocandona steinheimensis*, wie von Janz (1992: Taf. 1, Fig. 9-10) abgebildet, während die restlichen *Candona praecox* sind. Dabei unterscheidet sich *C. praecox* vom A-2 Stadium von *P. steinheimensis* durch eine höhere Wölbung des hinteren Klappendrittels, einen weniger eng gerundeten Hinterrand und einen nur schwach schnabelförmig ausgezogenen Vorderrand.

Das Verhältnis l/h von *P. praecox* liegt zwischen 1.84-1.86 (siehe oben), während die l/h Werte des A-2 Stadiums von *P. steinheimensis* (Sieber) nach Janz 1992 (:13, Tab. 2) 1.71-1.92 und nach Janz 1997a (:24, Tab. 14) 1.76-1.92 betragen.

Gattung *Candonopsis* Vávra 1891

Candonopsis arida (Sieber 1905)
Taf. 1, Fig. 10

Synonymieliste bei Janz (1992: 18).

Weiteres Synonym:

1997a *Candonopsis arida* (Sieber 1905) - Janz: 26; Taf. 5, Fig. 4-5.

Material: Probe S5: 1 L, 1 L (A-3); 2 R (A-3).

Maße (mm):

L: l = 0.67, h = 0.32, b = 0.12;
L (A-3): l = 0.44, h = 0.20;
R (A-3): l = 0.38, h = 0.18.

Beziehungen: Die vorliegenden Klappen wurden mit Material aus dem Steinheimer Becken verglichen. Von *C. tuchoricensis* Pokorný 1986 aus dem Untermiozän Nordböhmens unterscheidet sie sich vor allem durch den höher gewölbten dorsalen Umriß, eine Beobachtung, die von Pokorný (1986: 300) bereits an Larven von *C. arida* gemacht wurde. Darüber hinaus zeigt *C. arida* einen deutlichen hinteren Dorsalwinkel.

Unterfamilie Cyclocypridinae Kaufmann 1900

Gattung *Cyclocypris* Brady & Norman 1889

Cyclocypris ovum (Jurine 1820) G. W. Müller 1912
Taf. 1, Fig. 11

Synonymieliste in Lutz (1965: 296).

Weitere Synonyma:

1973 *Cyclocypris ovum* (Jurine 1820) - Absolon: 64; Abb. 24, Taf. 1, Fig. 5.
1997a *Cyclocypris ovum* (Jurine 1820) - Janz: 28; Taf. 5, Fig. 10-11; Taf. 6, Fig. 1-2, Abb. 13a-b.

Material: Probe S1 und S5: 3 G, davon 1 G beschädigt.

Maße (mm):
G: l = 0.46, h = 0.33, b = 0.30.

Familie Ilyocyprididae Kaufmann 1900

Gattung *Ilyocypris* Brady & Norman 1889

Ilyocypris sp. Janz 1992
Taf. 2, Fig. 1-2

1992 *Ilyocypris* sp. - Janz: 30; Taf. 6, Fig. 1-5.
1997a *Ilyocypris* sp. - Janz: 15; Taf. 2, Fig. 1-3.

Material: Proben S3 - S5: 1 G, 42 K, überwiegend juvenil; meist Bruchstücke.

Maße (mm):
R: l = 0.92;
L: l = 0.91;
R (A-1): l = 0.80, h = 0.42.

Beziehungen: Die vorliegenden Exemplare stimmen in der Außen- und Innenansicht, sowie mit den Abmessungen mit *Ilyocypris* sp. aus dem Steinheimer Becken überein.

Zunächst wurde diese Art als *Ilyocypris gibba* angesprochen, doch zeigt die posteroventrale Innenlamelle der L (Taf. 2, Fig. 2) keine für diese Art typischen Marginalrippen (Van Harten 1979: Taf. 1, Fig. 1; Janz 1994: Taf. 1, Fig. 1-2, Abb. 2a). Die posteroventrale Innenlamelle ist am besten mit den bei Janz (1997a: Taf. 2, Fig. 1a und 3a) abgebildeten zu vergleichen.

Über dieses Merkmal bei jungtertiären Formen, die von Autoren wie Lutz (1965: 275), Carbonnel (1969: 27) und Reichenbacher (1989: Taf. 3, Fig. 5) als *I. gibba* betrachtet werden, liegen keine Angaben vor.

Familie Cyprididae Baird 1845

Unterfamilie Cypricercinae McKenzie 1971

Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888

Strandesia sp. Janz 1997a
Taf. 2, Fig. 3-5

v 1952 Gen. et sp. inc. Nr. 1 - Straub: 495; Abb. 16.
v 1965 *Cypricercus* sp. juv. - Lutz: 300; Abb. 19.
1973 Cypridarum gen. et sp. inc. Nr.1 Straub, 1952 - Kheil: 628; Taf. 4, Fig. 5-6.
1997a *Strandesia* sp. - Janz: 41; Taf. 9, Fig. 6.
? 1997a *Strandesia* (?) sp. juv. - Janz: 41; Taf. 9, Fig. 7-10, Abb. 19.
1997b *Strandesia* sp. - Janz: 247; Taf. 1, Fig. 7-11.

Material: Probe S5: 1 G, 55 K, davon 1 adulte K, Rest Jugendstadien; z. T. beschädigt.

Maße (mm):
L: l = 1.15, h = 0.66, b = 0.32;
R (A-1): l = 1.02, h = 0.60, b = 0.32;
L (A-1): l = 1.02, h = 0.62, b = 0.31.

Bemerkungen: Die meisten der vorliegenden Exemplare weisen sich durch ihre schmale Verwachsungszone als Jugendstadien aus. Gen. et sp. inc. Nr. 1 STRAUB 1952 entspricht im Umriß der vorliegenden Art. STRAUB (1952: 495) macht allerdings keine Angaben zur Natur der Klappenoberfläche, die fein punktiert ist.

Unterfamilie Cypridinae BAIRD 1845

Gattung *Mediocypris* SCHNEIDER 1956

Mediocypris candonaeformis (STRAUB 1952)
Taf. 2, Fig. 6

*v 1952 *Eucypris ? candonaeformis* n. sp. - STRAUB: 490; Taf. B, Fig. 46-49, Abb. 10.
1964 *Mediocypris candonaeformis* (STRAUB, 1952) - KHEIL: Abb. 6a, 7b.
1989 *Mediocypris candonaeformis* (STRAUB) KHEIL 1964 - REICHENBACHER: Taf. 3, Fig. 7-9.

Material: Proben S3, S5 und S6: 9 Klappenbruchstücke.

Bemerkungen: Auf Grund der typischen Grübchen-Ornamentation, der radialen Rippen auf der Verwachsungszone und der Wanddicke der Klappen konnten die vorliegenden Bruchstücke anhand von Topotypmaterial einwandfrei bestimmt werden.

In Probe 112 aus dem Bahneinschnitt Undorf - Nittendorf, die mir von Frau Dr. LUTZ überlassen wurde, fand sich ebenfalls ein Bruchstück von *M. candonaeformis*.

Beziehungen: Die Unterart *Mediocypris candonaeformis straubi* KHEIL 1964 weist einen horizontalen Dorsalrand der L auf, während der der Nominatunterart schwach nach vorne abfällt (FREELS 1980: 16).

Gattung *Virgatocypris* MALZ & MOAYEDPOUR 1973

Virgatocypris sp. A
Taf. 2, Fig. 7

Material: Probe S5: 1 G, 2 K, alle beschädigt.

Beschreibung: Der Dorsalrand ist wohl gerundet, hoch gewölbt und geht ohne Ecken in den Vorder- und Hinterrand über. Der Vorderrand ist regelmäßig gerundet, während der Hinterrand eine Andeutung einer Spitze etwa in seiner Mitte zeigt. Posteroventral zeigt er eine Anzahl winziger Zähnchen. Der gerade Ventralrand ist in der Mitte leicht eingebuchtet.

Die Klappen sind hoch gewölbt. In der Dorsalansicht fällt die größte Breite in etwa $^{2}/_{3}$ der Länge. Das Vorderende ist ausgezogen, die Umrißlinie ist hier konkav. Die Seitenflächen sind zart längsberippt, am Vorder- und Hinterende randparallel, im zentralen Bereich anastomierend.

Die R zeigt eine ausgeprägte sekundäre Verwachsungszone, die allerdings schmäler ist als die primäre und das Vestibulum. Der freie Teil der Innenlamelle ist mit schwachen Striae versehen. Am Hinterrand entfernt sich der Innenrand nur wenig von der Verwachsungszone.

Das Muskelfeld besteht aus 6 zentralen und 2 mandibularen Eindrücken.

Maße (mm):

R: l = ca. 0.62, h = ca. 0.38, b = 0.23.

Beziehungen: Gen. et sp. inc. Nr. 2 STRAUB 1952 = *Virgatocypris* Nr. 2 STRAUB 1952 (:495; Taf. B, Fig. 50) ist eine wesentlich langgestrecktere und weniger hochgewölbte Form.

Bemerkungen: Die vorliegenden, vermutlich juvenilen Formen werden zur Gattung *Virgatocypris* gestellt, obwohl sie eine Forderung der Diagnose (MALZ & MOAYEDPOUR 1973: 288) nicht erfüllen: Der dorsale Umriß erscheint nicht gestreckt, sondern ist kurz und plump, mit der größten Breite nahe dem Hinterende.

Unterfamilie Eucypridinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Eucypris* VÁVRA 1891

Eucypris n. sp. STRAUB 1952
Taf. 2, Fig. 8-10

v 1952 *Eucypris* n. sp. - STRAUB: 488; Taf. B, Fig. 45, Abb. 9.
v 1964 *Eucypris* sp. nov. STRAUB, 1952 - KHEIL: 30; Abb. 5.
v 1993 *Eucypris* sp. - REICHENBACHER: 320.

Material: Proben S3 - S6: 60 Klappenbruchstücke.

Maße: Das abgebildete Bruchstück (Taf. 2, Fig. 8), das die obere Klappenhälfte einer R zeigt, hat eine Länge von 1.85 mm.

Bemerkungen: Die vorliegenden Bruchstücke konnten sowohl anhand der ventralen Verwachsungszone mit den typischen randständigen Porenkanälen, zentraler Klappenteile mit den für die Gattung typischen Muskeleindrücken, Marginalrippen am Übergang vom Ventralrand in den Hinterrand als auch der typischen Hinterrandkrümmung bestimmt werden.

Die REM-Aufnahme des vorderen Klappenteils zeigt nahe dem Vorderrand 7 Porenkegel, die eine oder zwei Perforierungen zeigen.

Unterfamilie Cyprinotinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Heterocypris* CLAUS 1892

Heterocypris sp. A
Taf. 3, Fig. 1-4

Material: Proben S3 und S5: 5 R, 5 L; z.T. beschädigt.

Beschreibung: Der gerade (L) und der leicht konvexe Dorsalrand (R) gehen mit stumpfer Ecke, knapp vor der Mitte, wo sich die größte Höhe befindet, in den schief gerundeten Vorderrand über. Dabei ist der obere Teil des Vorderrandes der R leicht konkav bis gerade. Der Ventralrand der L wird von der in der Mitte überhängenden Seitenfläche verdeckt. Der Hinterrand ist beinahe regelmäßig gerundet. Der Dorsalrand der R wird im Bereich der größten Höhe geringfügig von einer Schalenaufwölbung überdeckt. Eine seichte Vertiefung trennt sie von der Seitenfläche. Bei den Exemplaren der Probe S5 sind diese Aufwölbung und die Vertiefung weniger deutlich ausgebildet.

In der Dorsalansicht liegt die größte Klappenbreite etwa in der Mitte. Zu den Enden laufen die Seitenflächen spitz zu.

Die schmale Verwachsungszone der L zeigt am Vorder- und Hinterrand deutliche Marginalrippen. Die Breite der Vestibuli entspricht etwa der der Verwachsungszone. Das Schloß ist adont.

Die Schalenoberfläche ist glatt mit Ausnahme einer bei glasig erhaltenen Exemplaren zu beobachteten leichten zentralen, längsgerichteten Grübchenverzierung. Nahe dem Vorderrand zeigen die REM-Aufnahmen 5-6 kegelförmige Erhöhungen, vermutlich Porenkegel.

Die flächenständigen Porenkanäle sind regelmäßig über der Seitenfläche verstreut und befinden sich auch im Bereich der Aufwölbung, weswegen diese Art nicht der Gattung *Cyprinotus* zugeordnet werden kann, da hier der dorsale Buckel der R keine flächenständigen Porenkanäle aufweist (MALZ 1976: 190). Die randständigen Porenkanäle sind gerade und stehen am Übergang des Ventralrandes in die Seitenränder besonders dicht. Im unteren Teil des Vorderandes zeigen sie nicht radial nach außen, sondern schräg nach unten. Das zentrale Muskelfeld entspricht dem der Gattung (Taf. 3, Fig. 3).

Wegen der geringeren Größe ist anzunehmen, in Analogie mit dem nachgewiesenen Sexualdimorphismus der nahestehenden Gattung *Cyprinotus* (MALZ 1976: 187, Tab. 1), daß die Exemplare aus der Probe S5 Klappen der männlichen Tiere sind.

Maße (mm):

Probe S3:
R ♀: l = 1.52;
L ♀: l = 1.49, h = 0.84, b = 0.37.
Probe S5:
R ♂: l = 1.36-1.44, h = 0.73-0.76, b = 0.34;
L ♂: l = 1.45, h = 0.76.

Beziehungen: *Heterocypris steinheimensis* (LUTZ 1965) ist kleiner, zeigt Höckerreihen am unteren Vorder- und Hinterrand, hat einen enger gerundeten Hinterrand und eine nur schwach ausgebildete ventrale Einbuchtung. Außerdem besitzt die R ♀ von *Heterocypris* sp. A die Andeutung eines dorsalen Buckels.

Heterocypris sp. inc. a (STRAUB 1952)
Taf. 3, Fig. 5-7

v 1952 *Cyprinotus* sp. inc. a - STRAUB: 492; Abb. 12-13.
1989 *Heterocypris* sp. - REICHENBACHER: Taf. 3, Fig. 10.
cf. 1992 *Heterocypris* (?) sp. 2 - JANZ: 38; Taf. 9, Fig. 7.

Material: Probe S4: 4 G, 4 K; z. T. beschädigt.

Maße (mm):
G: l = 0.68, h = 0.40, b = 0.27;
R: l = 0.70, h = 0.38.

Bemerkungen: Auf Grund der geringen Länge des von REICHENBACHER abgebildeten Exemplars (l = 0.52 mm) handelt es sich um ein Larvenstadium.

Die feinen Knötchen am Vorderrand und am unteren Hinterrand der R sind nur an den Klappen zu erkennen.

Beziehungen: Die Unterschiede zur ähnlichen *Heterocypris cossmanni* (RZEHAK 1893) sind anhand des Original- oder Topotypmaterials noch zu klären.

Unterfamilie Cypridopsinae KAUFMANN 1900

Gattung *Cypridopsis* BRADY 1867

Cypridopsis sp. 1 JANZ 1997a
Taf. 3, Fig. 8

v 1965 *Cypridopsis* n. sp. aff. *vidua* (O. F. MÜLLER 1785) - LUTZ: 303; Taf. 13, Fig. 8, Abb. 21.
1997a *Cypridopsis* sp. 1 - JANZ: 50; Taf. 12, Fig. 4-6, Abb. 24c.

Material: Probe S3 und S5: 1 G, 1 G juvenil ?; 3 K, juvenil ?, z.T. beschädigt.

Maße (mm):

G: l = 0.56, h = 0.33;
G juv. ?: l = 0.51, h = 0.27, b = 0.25;
L juv. ?: l = 0.51, h = 0.27, b = 0.13.

Bemerkungen: Die einzige in glasiger Erhaltung vorliegende Klappe (L) zeigt die ventrale Verwachsungszone wie sie von LUTZ (1965: Abb. 21b-c) und nicht wie sie von JANZ (1997a: Abb. 24c) dargestellt wurde. Die randständigen Porenkanäle sind im zentralem Teil der ventralen Verwachsungszone in weit geringerer Anzahl anzutreffen als zum Vorder- und Hinterende hin.

Gattung *Potamocypris* BRADY 1870

Potamocypris gracilis (SIEBER 1905)
Taf. 3, Fig. 9

* 1905 *Cypridopsis gracilis* n.sp. - SIEBER: 339; Taf. 9, Fig. 5-11.
1964 *Cypridopsis gracilis* SIEBER, 1905 - KHEIL: 37; Taf. 3, Fig. 1-2; Taf. 4, Fig. 3.
v 1965 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905) - LUTZ: 304; Abb. 22.
1992 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905) - JANZ: 39; Taf. 10, Fig. 1-6.
1997a *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905) - JANZ: 53; Taf. 13, Fig. 1-2.

Material: Proben S3 - S6: 18 G, 24 K (z. T. juvenil); z.T. beschädigt oder verdrückt.

Maße (mm):

G: l = 0.58, h = 0.35;
L: l = 0.53, h = 0.31-0.32.

Beziehungen: Die Beziehungen zur ähnlichen *Potamocypris solitaria* (RZEHAK 1893) sind anhand des Orginal- oder Topotypmaterials zu überprüfen.

Die durchwegs beschädigten Klappen von *P. gracilis* in Probe S3 liegen im Gegensatz zum Material aus Proben S4-S6 in glasiger Erhaltung vor und zeigen eine mit feinen Grübchen versehene Klappenoberfläche und erinnern damit an *Potamocypris* sp. 2 JANZ 1997a. Das hier abgebildete G (Taf. 3, Fig. 9) ist hochrückiger als das von JANZ (1997a) gezeigte, doch in einer früheren Arbeit (JANZ 1992: Taf. 10, Fig. 4-5) bildet er ähnlich hochrückige Formen als *Potamocypris gracilis* ab, die er später als sehr ähnlich mit *Potamocypris* sp. 2 JANZ 1997a erachtet (:57).

Bemerkungen: Die in Prag (Belegmaterial zur Arbeit KHEIL 1964 in der Sammlung des Český Geologický Ústav) aufbewahrten Exemplare von *Potamocypris gracilis* konnten wegen ihrer schlechten Erhaltung nicht zum Vergleich herangezogen werden. Das abgebildete mit Silbernitrat geschwärzte Klappenfragment ist eingerollt.

Gattung *Pseudocypretta* KLIE 1932

Pseudocypretta sp. Janz 1997a
Taf. 3, Fig. 10

1952 *Metacypris* ? n. sp. - STRAUB: 507; Taf. C, Fig. 81-82.
1997a *Pseudocypretta* sp. - JANZ: 57; Taf. 12, Fig. 10.

Material: Probe S5: 1 G.

Maße (mm):
G: l = 0.75, h = 0.55, b = 0.60.

Unbestimmbare Formen

Wegen des unzulänglichen Materials konnten Angehörige der Gattungen *Herpetocypris*, *?Tuberocypris* und *Physocypria* nicht bearbeitet werden.

5. Die Verteilung der Ostracoden im Profil (Tab. 1)

Die Verteilung der Ostracoden im Profil ist in Tabelle 1 (S. 149) dargestellt.

Weiterhin sind folgende Mikrofossilien erwähnenswert:

Probe S4: Characeen-Oogonien (sh): *Chara molassica* STRAUB (det. Frau Dipl.-Geol. B. BASSLER).

Probe S5: Ein Exemplar des Otolithen *Channa elliptica* (SALIS) (det. Frau Dr. REICHENBACHER).

Probe S6: Characeen-Oogonien (s) und Rhizosolenien (nh).

Die über der Kohlelage entnommenen Proben S3 bis S6 sind deutlich individuen- und artenreicher als die darunter liegenden.

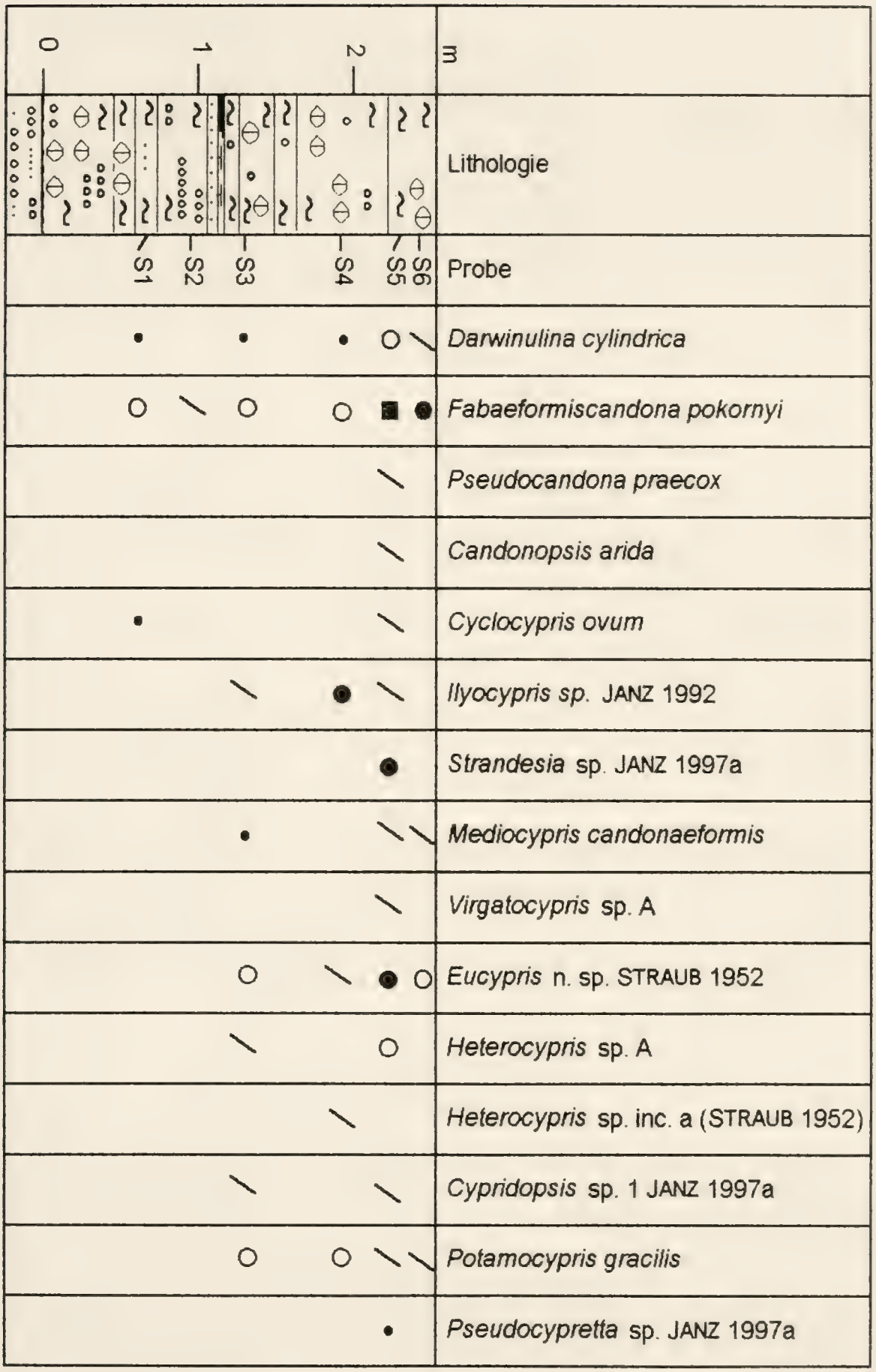
Großwüchsige Arten liegen meistens nur als Bruchstücke vor, was einerseits auf durch Sedimententwässerung und -setzung entstandene mikroskopisch feine Risse zurückzuführen ist, andererseits auch auf Beschädigungen der Ostracodenschalen während des Schlämmens, denn kleinwüchsige Arten liegen häufig auch als Bruchstücke vor. In der karbonatreichsten Probe S4 liegen Ostracoden und Characeen-Oogonien in kreidiger Erhaltung vor und sind entsprechend fragil.

6. Altersstellung

6.1 Alter der Oberen Süßwassermolasse

Nach FAHLBUSCH (1981: Tab.1), SCHWERD *et al.* (1996: Tab.4.1-1) und DOPPLER (1989: 201, Tab.1) reicht die Obere Süßwassermolasse vom Karpat (oberstes Untermiozän) bis ins Pannon (Obermiozän), nach UNGER (1983: 15, Tab. 1) vom Karpat bis möglicherweise in das Pont (oberes Obermiozän bis Unterpliozän).

JIŘIČEK (1975a: 162, Tab.) erstellt für das Neogen der Paratethys eine Ostracoden-Zonierung, die allerdings auf marinen und brackischen Arten basiert und korreliert diese Zonen mit planktonischen Foraminiferen-Zonen. Die Basis der Oberen Süßwassermolasse fällt in die Zone NO 5 (:160), die mit der oberen *G. insueta*-Zone, dem oberen Karpat korreliert wird. Im Karpat nimmt JIŘIČEK (1975b: 426) eine weitverbreitete Aussüßung des Beckens und damit den Beginn der Sedimentation der Oberen Süßwassermolasse an.



Tab. 1: Sandelzhausen (westl. Teil der Grube) - Verteilung der Ostracoden im Profil PQ 33-V. Lithologie nach HEISSIG & FAHLBUSCH (unveröff.). Lithologische Symbole nach SHELL STANDARD LEGEND 1995. Häufigkeitssymbole: • = 1 Exemplar (ss), / = 2-5 Exemplare (s), ○ = 6-20 Exemplare (nh), ● = 21-100 Exemplare (h), ■ = >100 Exemplare (sh).

6.2 Faunistische Beziehungen

Ausgeprägte faunistische Beziehungen bestehen zu den Nachbargebieten, dem Braunkohlentertiär bei Regensburg, Bahneinschnitt Undorf - Nittendorf und dem benachbarten Viehhausen in der südlichen Oberpfalz (LUTZ 1965: 316-318), den Silvana-Schichten zwischen Ehingen und Ulm im Westteil des Süddeutschen Molassebeckens (STRAUB 1952: Taf.4), der Süßbrackwassermolasse in Bohrungen in der nördlichen Vorlandmolasse zwischen Riß und Aichach östlich Augsburg (LEMCKE et al. 1953: A1-A8; ZOBELEIN 1985: Tab.1-2), dem südböhmischen Třeboň-Becken (KHEIL 1964), und den *kleini*-Schichten, den Basisschichten des Steinheimer Beckens (JANZ 1997a). Weiterhin bestehen deutliche Beziehungen zum Randecker Maar in der Schwäbischen Alb (HILTERMANN 1980).

6.3 Revidierte Alterseinstufungen zur Arbeit STRAUB (1952)

Die Silvana-Schichten, früher ins Torton eingestuft, werden heute auf Grund der unten angeführten Angaben in den Grenzbereich Ottnang/Karpat gestellt.

Die 2,15-2,80 m mächtigen (ZOBELEIN 1994: 56) Silvana-Schichten der Oberen Süßwassermolasse zwischen Ehingen und Ulm (STRAUB 1952) gehören dem Karpat an (STRAUCH 1973: 255; GREGOR 1982b: Abb.26; ZOBELEIN 1994: 67). In einer früheren Arbeit gibt ZOBELEIN (1985: Tab. 1, 5. Profil) allerdings Karpat bis Baden an. Die unterlagernden Kirchberger Schichten werden von ZÖBELEIN (1994: 47) in das Oberottnang (MN 4b) gestellt.

REICHENBACHER (1989: 167) betrachtet die Silvana-Schichten als den obersten Anteil der Kirchberger Schichten (Brackwassermolasse) und stellt sie in den Grenzbereich Ottnang/Karpat, 1993 (:295 und Tab. 5) ‚ziemlich gesichert' in das obere Ottnang, (:299, Abb. 5) in das obere Ottnang bis unteres Karpat. Die Kirchberger Schichten *s. str.* ordnet sie dem oberen Ottnang zu (1993: 295, Tab. 5).

STRAUB (1952) bearbeitete weiterhin die Ostracoden der Unteren Süßwassermolasse (Ehinger und Ulmer Schichten) und der Brackwassermolasse (Kirchberger Schichten). SCHWERD et al. (1996: Tab.4.1-1) ordnen die Untere Süßwassermolasse dem Eger und die Kirchberger Schichten dem oberen Ottnang zu. WERNER (1994: 7) stuft die Ehinger und Ulmer Schichten in Zone MN 2 ein, die nach FAHLBUSCH (1981: Tab.1) dem unteren Eggenburg und nach RÖGL (1996: Tab.1) dem oberen Eger entspricht.

6.4 Revidierte Alterseinstufung zur Arbeit KHEIL (1964)

Der Ostracoden-führende, obere Teil der Mydlovary-Schichtenfolge sensu KHEIL (1964), früher als Torton betrachtet, wird auf Grund der unten angeführten Einstufungen heute ins Karpat bis unterste Baden gestellt.

ČTYROKÝ & FEJFAR (1962: 127) vergleichen die Mydlovary-Schichtenfolge auf Grund der Vertebratenfunde mit Viehhausen, das heute in MN 5 (Karpat bis unterstes Baden) eingestuft wird (siehe 6.5) und auf Grund der Gastropodenfunde mit den Silvana-Schichten, die nach heutiger Auffassung in den Grenzbereich Ottnang/Karpat einzustufen sind (siehe 6.3). KHEIL (1967: 215) betrachtet die Ostracoden-führenden Schichten des südböhmischen Třeboň-Beckens aufgrund des Auftretens der Gattung *Mediocypris* als Karpat bis Baden.

FEJFAR & KVAČEK (1993: 34) stufen die Diatomite von Mydlovary in MN 5 ein. KNOBLOCH & KVAČEK (1996: 71) stellen auf Grund paläobotanischer Studien die Mydlovary-Schichtenfolge ins Karpat bis Unter-Baden und SHRBENÝ et al. (1994) ins Karpat bis unterste Baden.

6.5 Revidierte Alterseinstufungen zur Arbeit Lutz (1965)

Die Ostracoden-führenden Schichten von Undorf - Nittendorf und Viehhausen, früher ins Torton gestellt, sind nach heutiger Ansicht in die Mammalia Zone MN 5, Karpat bis unterstes Baden, einzustufen (Schötz 1981: 97 und frdl. mündl. Mitt. Prof. Fahlbusch). Gregor (1982b: 276) gibt für Undorf Karpat bis Baden und für Viehhausen Baden an.

In Lutz (1965) werden auch die Süßwasserostracoden weiterer Fundstellen behandelt, deren Einstufung durch Wirbeltierfunde bekannt ist:

Steinheimer Becken, mittleres Baden bis unteres Sarmat.
Die Sedimente des Steinheimer Beckens werden der Zone MN 7 (Mein 1990: 76, Tab. 1), dem oberen Baden bis unteren Sarmat entsprechend (Fahlbusch 1981: Tab. 1; Steininger et al. 1990: 17, Abb. 1) oder MN 7/8 zugeordnet (Bruijn et al. 1992: 100, 104), dem obersten Baden bis Sarmat (Fahlbusch 1981: Tab.1) bzw. dem Sarmat bis basalen Pannon entsprechend (Rögl 1996: Tab.1). Nach Janz (1997a: 71) umfassen die Steinheimer Sedimente wahrscheinlich die Zonen MN 6-MN 7, mittleres Baden bis unteres Sarmat (Fahlbusch 1981: Tab. 1; Rögl 1996: Tab. 1). Für die *kleini*-Schichten findet Janz wegen einer bemerkenswerten Übereinstimmung der Ostracodenfauna mit der der Silvana-Schichten und dem Auftreten von *Cypridopsis biplanata* Straub aus den Silvana-Schichten im Bereich des Brockhorizonts (1997a: 69) ‚ein jüngeres Alter als MN 6....wenig wahrscheinlich'. Basierend auf Charophyten nehmen Schudak & Janz (1997: 427) ein MN 6-Alter an. Damit gehören die *kleini*-Schichten etwa dem mittleren Baden an.
Janz (1992: 69) weist auf Grund der Zusammensetzung der Ostracodenfauna in Lutz (1965) nach, daß der Autorin nur Proben aus den mittleren bis oberen *sulcatus*-Schichten vorgelegen haben und damit sicher keine Proben aus dem mittleren Baden.

Öhningen, oberstes Baden bis Sarmat.
MN 7/8 (Bruijn et al. 1992: 100, 104), dem obersten Baden bis Sarmat (Fahlbusch 1981: Tab.1) bzw. dem Sarmat bis basalem Pannon entsprechend (Rögl 1996: Tab.1).

Höwenegg, unteres Pannon.
MN 9 (Bruijn et al. 1992: 97), unteres Pannon (Fahlbusch 1981: Tab. 1; Rögl 1996: Tab. 1).

6.6 Neuere Daten zur Alterstellung zur Arbeit Hiltermann (1980)

Seeablagerungen des Randecker Maars: Karpat bis unterstes Baden.

Geyer & Gwinner (1991: 331) geben ein jung-untermiozänes bis mittelmiozänes Alter für die Seeablagerungen des Randecker Maars an, u. a. basierend auf Heizmann (1983: 817), der einen stratigraphisch wichtigen Vertebratenrest aus dem Ober-Orleanium nachweist (MN 5, Karpat bis unterstes Baden).

6.7 Stratigraphische Verbreitung der Ostracoden von Sandelzhausen (Tab. 2, S. 154)

Im folgenden wird die stratigraphische Verbreitung der in Sandelzhausen nachgewiesenen Ostracoden untersucht. Sie wird für die älteren Arbeiten nach den oben angeführten Revisionen angegeben (6.3-6.6) und nach der im systematischen Teil benützten Taxonomie (Abschnitt 4).

Darwinulina cylindrica

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	Eger und oberes Ottnang - unterstes Karpat
Lutz (1965: 315)	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden
Hiltermann (1980)	Randecker Maar	Karpat - unterstes Baden
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden

Fabaeformiscandona pokornyi

Kheil (1964)	Třeboň-Becken	Karpat - unterstes Baden
Lutz (1965: 289)	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden

Pseudocandona praecox

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	oberes Eger - unteres Eggenburg und Grenzbereich Ottnang/Karpat
Malz (1962: Tab. 22)	Rheintalgraben	Oberoligozän - unteres Untermiozän
Kheil (1964)	Třeboň-Becken	Karpat - unterstes Baden
Hiltermann (1980)	Randecker Maar	Karpat - unterstes Baden
Zöbelein (1985: Tab. 2)	Nördl. Vorlandmolasse	oberes Ottnang

Candonopsis arida

Lutz (1965: 293)	Steinheimer Becken	oberes Baden - unteres Sarmat
Janz (1992; 1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden - unteres Sarmat

Cyclocypris ovum

Sokač (1975: Taf. 4)	Kompilation	Oberoligozän - rezent
Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	Eger und Grenzbereich Ottnang/Karpat
Lutz (1965: 297)	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden

Ilyocypris sp. Janz 1992

Janz (1992; 1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden - unteres Sarmat

Strandesia sp. Janz 1997a

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	Grenzbereich Ottnang/Karpat
Lutz (1965: 300)	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden
Kheil (1973)	Karpatische Vortiefe	Ottnang
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden
Janz (1997b)	OSM, Heuchlingen	mittleres - oberes Baden

Mediocypris candonaeformis

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	oberes Ottnang - Grenzbereich Ottnang/Karpat
Kheil (1964)	Třeboň-Becken	Karpat - unterstes Baden
Kheil (1967: 215)	Paratethys	Karpat - Baden (Gattung)
Kheil (1968)	Paratethys	Mittelmiozän (Gattung)
Hiltermann (1980)	Randecker Maar	Karpat - unterstes Baden
Jiříček (1983: 211)	Paratethys	Karpat
Zöbelein (1985: Tab. 2)	Nördl. Vorlandmolasse	oberes Ottnang

Reichenbacher (1989: Tab. 3)	Ehingen - Ulm	oberes Ottnang - unterstes Baden
Material Lutz	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden

Virgatocypris sp. A

Malz & Moayedpour (1973: 288)	Kompilation	Tertiär und ?Pleistozän (Gattung)

Eucypris n. sp. Straub 1952

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	Grenzbereich Ottnang/Karpat
Kheil (1964)	Třeboň-Becken	Karpat - unterstes Baden
Reichenbacher (1993: 320)	Östl. Vorlandmolasse, Niederbayern	oberes Ottnang

Heterocypris sp. inc. a (Straub 1952)

Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	ob. Ottnang - Grenzbereich Ottnang/Karpat

Cypridopsis sp. 1 Janz 1997a

Lutz (1965: 304)	Undorf - Nittendorf	Karpat - unterstes Baden
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden

Potamocypris gracilis

Kheil (1964)	Třeboň-Becken	Karpat - unterstes Baden
Lutz (1965: 305)	Steinheimer Becken	oberes Baden - unteres Sarmat
Carbonnel (1969)	Rhône-Becken	Obermiozän
Janz (1992; 1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden - unteres Sarmat

Pseudocypretta sp. Janz 1997a

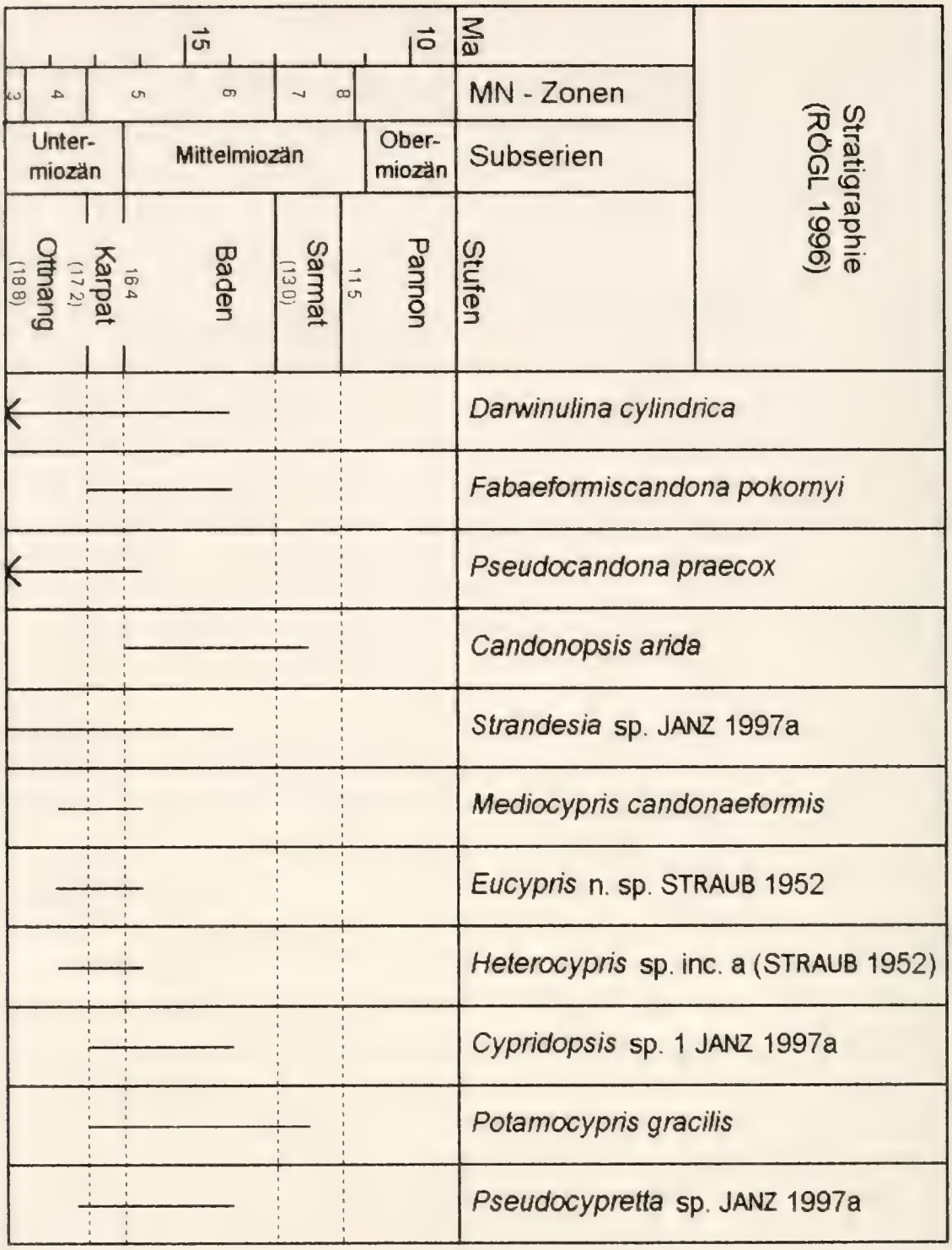
Straub (1952: Taf. 4)	Ehingen - Ulm	Grenzbereich Ottnang/Karpat
Janz (1997a)	Steinheimer Becken	mittleres Baden

Die in Sandelzhausen vorkommende Ostracodenfauna bestehend aus *Darwinulina cylindrica* (s), *Fabaeformiscandona pokornyi* (sh), *Pseudocandona praecox* (s), *Candonopsis arida* (s), *Cyclocypris ovum* (s), *Ilyocypris* sp. Janz 1992 (nh), *Strandesia* sp. Janz 1997a (h), *Mediocypris candonaeformis* (nh), *Virgatocypris* sp. A (s), *Eucypris* n. sp. Straub 1952 (nh), *Heterocypris* sp. A (nh), *Heterocypris* sp. inc. a (Straub 1952) (s), *Cypridopsis* sp. 1 Janz 1997a (s), *Potamocypris gracilis* (nh), und *Pseudocypretta* sp. Janz 1997a (ss) ist somit in das oberste Untermiozän (Karpat) bis unterstes Mittelmiozän (unterstes Baden) einzustufen. Die Fundschicht liegt damit nahe der Basis der Oberen Süßwassermolasse. Der Otolith *Channa elliptica* ist vor allem im oberen Ottnang bis Karpat, aber auch in jüngeren Schichten zu finden (Reichenbacher 1993: 363).

Die obige Einstufung beruht auf der Assoziation der Leitformen *Fabaeformiscandona pokornyi, Mediocypris candonaeformis* und *Eucypris* n. sp. Straub 1952.

Candona kirchbergensis Straub 1952 und *C. suevica* Straub 1952 reichen nicht bis ins Karpat (Straub 1952: Abb. 3; Reichenbacher 1989: 144, Tab. 3) und grenzen das Ottnang vom Karpat im Süddeutschen Molassebecken ab.

Die Beziehungen der Ostracodenfauna der Kirchberger Schichten *s. str.* mit der der Oncophora-Schichten Niederbayerns und des Ottnang Mährens, den Rzehakia-Schichten (Rzehak 1893; Kheil 1973) müssen noch erarbeitet werden.



Tab. 2: Stratigraphisch wichtige Ostracoden in Sandelzhausen und ihre Verbreitung im Süddeutschen Molassebecken und Nachbargebieten (Württemberg, Oberpfalz, Tschechien) (nach STRAUB 1952, KHEIL 1964, 1973, LUTZ 1965, HILTERMANN 1980, JIŘÍČEK 1983, ZÖBELEIN 1985, REICHENBACHER 1989, JANZ 1992, 1997a und eigenen Daten).

Dank der Arbeiten von JANZ (1992, 1997a, b) sind die Süßwasserostracoden des mittleren und oberen Baden und des unteren Sarmat des Steinheimer Beckens und der Oberen Süßwassermolasse (OSM) von Heuchlingen gut bekannt. Doch fehlen selbst in den ältesten Schichten des Steinheimer Beckens, den *kleini*-Schichten, *Mediocypris candonaeformis* und *Eucypris* n. sp. STRAUB 1952.

Die Ostracoden bestätigen damit die revidierte auf Mammalia beruhende Zuordnung M 5

(Heissig, Vortrag Tübingen 12.7.1997), wohl oberstes Untermiozän nach Fahlbusch & Liebreich (1996:10), jedoch nach Heissig (frdl. mündl. Mitt.) unterstes Mittelmiozän.

Die Verbreitungstabelle (Tab. 2, S. 154) der stratigraphisch wichtigen Arten faßt Daten eines größeren Gebietes zusammen, wobei die Ostracodenfauna von Sandelzhausen ins unterste Baden eingestuft wird.

7. Ablagerungsmilieu

7.1 Salinität

Die oben angeführten Ostracoden gehören ausschließlich dem Süßwasserbereich an (Moore 1961; Van Morkhoven 1963), wenn auch Formen wie *Mediocypris candonaeformis* auftreten, für die Kheil (1968: 34) optimale Bedingungen im oligo- bis miohalinen Brackwasser (i.e. 0.5-5 ‰) annimmt. In Moore (1961: 221) ist diese Gattung allerdings als Süßwasserform angeführt.

7.2 Bodenbeschaffenheit

Die das Faunenbild bestimmenden Candoninen sind im allgemeinen nicht-schwimmende, im Schlamm grabende Formen (Van Morkhoven 1963: 58).

Ebenso ist *Ilyocypris* ein Schlammbewohner (Van Morkhoven 1963: 91).

7.3 Wassertiefe

Nach Carbonel *et al.* (1988: 430, Fig .12) sind *Candona* und *Eucypris* charakteristisch für flache Seen und den flachen Uferbereich von Seen.

Die sehr selten auftretende *Cyclocypris* ist ein aktiver Schwimmer in pflanzenreicher Umgebung (Van Morkhoven 1963: 66), die in sehr flachem Wasser auftritt (Carbonel et al. 1988: 424, Fig. 7).

Flachwasserbewohner, die auch in Kleingewässern vorkommen und in Seen bevorzugt das Litoral besiedeln sind nach Janz (1997a: 62) sicher *Fabaeformiscandona pokornyi* und *Cyclocypris ovum*; für *Darwinulina cylindrica*, *Cypridopsis* sp. 1 Janz 1997a und *Pseudocypretta* sp. Janz 1997a ist es anzunehmen. Eine eher Beckenfazies andeutende Art ist *Potamocypris gracilis.*

7.4 Temperaturverhältnisse

Ökologische Daten über *Ilyocypris gibba* faßt Carbonnel (1969: 374) zusammen, die vermutlich auch für die hier vorliegende *Ilyocypris* sp. Janz 1992 angenommen werden können: Eine Warmwasserform (20°-32°C), die auch in langsam fließenden Gewässern vorkommen kann.

Strandesia wird als Anzeiger für warmes Klima gewertet (Janz 1997a: 40).

7.5 Lebensbereich

Puri (1966: 465) unterscheidet fluviale Formen wie *Candona* und *Darwinulina* von paludalen wie Angehörige der Cyprididae (z.B. *Strandesia, Eucypris, Mediocypris*) und Cyclocypridinae (z.B. *Cyclocypris*).

7.6 Zusammenfassung

Somit zeigen die Ostracoden und für Probe S4 zusätzlich die Characeen-Oogonien flache, stehende, vegetationsreiche Gewässer wie Altwässer und verlandende Seen oder nur träge fließende mäandrierende Flüsse mit schlammigen Böden in einer weiten Flußniederung in einem warmen, subtropischen Klima an.

Floristische Vergleichsuntersuchungen weisen auf ein Auenwaldsystem in einem feuchtgemäßigten Klima des Virginia-Typs (Cfa) hin (GREGOR 1982a: 19). Später nehmen GREGOR et al. (1989: 325) hingegen sowohl für das Karpat als auch das Baden ein subtropisches Klima an.

Die Interpretation des Ablagerungsmilieus stimmt damit weitgehend mit der bisher erarbeiteten überein (FAHLBUSCH et al. 1972: 342; FAHLBUSCH & LIEBREICH 1996: 34).

8. Schriftenverzeichnis

ABSOLON, A. (1973): Ostracoden aus einigen Profilen spät- und postglazialer Karbonatablagerungen in Mitteleuropa. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 47-94, 40 Abb., 2 Tab., 1 Taf., München.

BRUIJN, H. DE, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P., & MORALES, J. (1992): Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. - Newsl. Stratigr., **26** (2/3): 65-118, 12 Tab., 3 App., Berlin - Stuttgart.

CARBONEL, P., COLIN, J.-P., DANIELOPOL, D. L. , LÖFFLER, H. & NEUSTRUEVA, I. (1988): Paleoecology of limnic ostracodes: A review of some major topics. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **62**: 413-461, 27 Fig., Amsterdam.

CARBONNEL, G. (1969): Les ostracodes du Miocène Rhodanien. - Doc. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon, **32**: 1-469, 48 Abb., 57 Tab., 16 Taf., Lyon.

ČTYROKÝ, P. & FEJFAR, O. (1962): Ein Fund von Süßwassergastropoden und Säugetieren in der Mydlovary-Schichtenfolge in Südböhmen. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1962 (3): 123-129, Stuttgart.

DOPPLER, G. (1989): Zur Stratigraphie der nördlichen Vorlandmolasse in Bayerisch-Schwaben. - Geologica Bavarica, **94**: 83-133, 25 Abb., 4 Tab., München.

FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän - Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121-127, 1 Tab., München.

FAHLBUSCH, V. & GALL, H. (1970): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **10**: 365-396, 9 Abb., Taf. 16, München.

FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt - Probleme der Genese und Ökologie. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1972 (6): 331-343, 1 Abb., Stuttgart.

FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1974): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Grabungen 1970-73. Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 103-128, 4 Abb., München.

FAHLBUSCH, V. & LIEBREICH, R. (1996): Hasenhirsch und Hundebär: Chronik der tertiären Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg. - Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 40 S., 43 Abb., Verlag Dr. F. Pfeil, München.

FAHLBUSCH, V. & WU WEN-YU (1981): Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 115-119, München.

FEJFAR, O. & KVAČEK, Z. (1993): Excursion Nr. 3. Tertiary basins in Northwest Bohemia. -Paläont. Ges., 63. Jahrestagung Prag 1993: 1-34, Prag.

FREELS, D. (1980): Limnische Ostrakoden aus dem Jungtertiär und Quartär der Türkei. - Geol. Jb., **B 39**: 3-169, 2 Abb., 2 Tab., 18 Taf., Hannover.

GEYER, O. F. & GWINNER, M. P. (1991): Geologie von Baden-Württemberg. - 4. Auflage, 482 S., 255 Abb., 26 Tab., Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Gregor, H.-J. (1982a): Zur Ökologie der jungtertiären Säugetier-Fundstelle Sandelzhausen. - Documenta naturae, **4**: 19-26, München.

Gregor, H.-J. (1982b): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. - 278 S., 34 Abb., 16 Taf., 7 Profilseiten, 7 Tab., Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Gregor, H.J., Hottenrott, M., Knobloch, E. & Planderova, E. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. - Geologica Bavarica, **94**: 281-369, 10 Abb., 6 Tab., 9 Taf., München.

Griffiths, H. I. & Evans, J. G. (1995): An annoted check-list of British Pleistocene, Holocene and modern freshwater ostracods. - J. Micropalaeont., **14** (1): 59-65, London.

Heissig, K. (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. - Geologica Bavarica, **94**: 239-257, 5 Abb., München.

Heizmann, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. - Eclogae geol. Helv., **76**(3): 781-825, 17 Textfig., Basel.

Hiltermann, H. (1980): Ein limnisches Jungtertiär-Profil aus dem Randecker Maar (Schwäbische Alb).- Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **20**: 175-186, 1 Abb., 1 Tab., München.

Janz, H. (1992): Die miozänen Süßwasserostrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **183**: 117 S., 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab., Stuttgart.

Janz, H. (1994): Zur Bedeutung des Schalenmerkmals ‚Marginalrippen' der Gattung *Ilyocypris* (Ostracoda, Crustacea). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **206**: 19 S., 3 Taf., 2 Abb., 1 Tab., Stuttgart.

Janz, H. (1997a): Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **251**: 101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab., Stuttgart.

Janz, H. (1997b): Über zwei Arten der Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888 (Ostracoda) aus dem Miozän Süddeutschlands. - Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln, **114**: 239-253, 1 Taf., 2 Abb., Köln 1997.

Jiříček , R. (1975a): Stratigraphic correlation of the Paratethys Neogene on the basis of Ostracoda. - 6th Congr. RCMNS: 159-162, 1 Tab., Bratislava.

Jiříček , R. (1975b): Correlation of marine and non-marine sediments of the Paratethys according to Ostracoda. - 6th Congr. RCMNS: 425-428, Bratislava.

Jiříček , R. (1983): Redefinition of the Oligocene and Neogene ostracod zonation of the Paratethys. - Miscellania Micropalaeontologica: 195-236, 9 Taf., Hodonín.

Kheil, J. (1964): Die Ostrakoden der Mydlovary-Schichtenfolge im südböhmischen Třeboň-Becken. - Sborník geol. véd., Paleont., **4**: 7-47, 13 Abb., 4 Taf., Prag.

Kheil, J. (1967): Die Ostracoden der Karpatischen Serie. - In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_3 (Karpatien): 213-230, Taf. 1C-3C, Verlag Slow. Akad. Wissensch., Bratislava.

Kheil, J. (1968): Importance of the genus *Mediocypris* (Ostracoda) for the stratigraphy of Miocene of Europe and Asia. - Vést. Ústr. úst. geol., **43**: 23-35, 1 Abb., 2 Tab., 2 Taf., Prag (in tschech. mit engl. Zusammenfass.).

Kheil, J. (1973): Die Ostracoden der *Rzehakia* Schichten der Karpatischen Vortiefe in Mähren. - In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_2 (Ottnangien): 616-651, Taf. 1-6, Verlag Slow. Akad. Wissensch., Bratislava.

Knobloch, E. & Kvaček, Z. (1996): Miozäne Floren der südböhmischen Becken. - Sborník geol. véd., Paleont., **33**: 39-77, 11 Abb., 2 Tab., 20 Taf., Prag.

Lemcke, K., Engelhardt, W. von & Füchtbauer, H. unter paläont. Mitarbeit von Fahrion, H. & Straub, E. W. (1953): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Westteil der ungefalteten Molasse des süddeutschen Alpenvorlandes. - Beih. Geol. Jb., **11**: VIII + 110 + A64 S., 9 Taf., 31 Abb., 72 Tab., Hannover.

Lienenklaus, E. (1905): Die Ostrakoden des Mainzer Tertiärbeckens. - Ber. Senck. naturforsch. Ges., **1905**: 3-74, 4 Taf., Frankfurt a. M.

Lüttig, G. (1955): Die Ostracoden des Interglazials von Elze. - Paläont. Z., **29**: 146-169, 4 Taf., 2 Abb., Stuttgart.

Lutz, A.-K. (1965): Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. - Geol. Jb., **82**: 271-330, 30 Abb., Taf. 13, Hannover.

Malz, H. (1962): Ostracoda. - In: Doebl, F. & Malz, H. Tertiär des Rheintalgrabens. - Leitfossilien der Mikropaläontologie: 391-398, Taf. 58-59, Borntraeger, Berlin.

Malz, H. (1976): *Heterocypris* vel *Cyprinotus*? - Senck. leth., **57** (2/3): 185-199, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf., Frankfurt a. M.

Malz, H. & Moayedpour, E. (1973): Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. - Senck. leth., **54** (2/4): 281-309, 5 Abb., 5 Taf., Frankfurt a. M.

Mein, P. (1990): Updating of MN Zones. - In: Lindsay, H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Eds.) European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series, A, **180**: 73-90, 1 Tab., Plenum Press, New York, London.

Moore, R. C. (Ed.) (1961): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda. - 442 S., 334 Fig., Geol. Soc. America & Univ. Kansas Press.

Pokorný, V. (1986): Freshwater Ostracods from the Lower Miocene of Tuchořice (Bohemia, Czechoslovakia). - Acta Universitatis Carolinae - Geologica, **3**: 281-315, 19 Fig., 7 Taf., Prag.

Puri, H. S. (1966): Ecologic distribution of recent Ostracoda. - In: Proceedings of the Symposium on Crustacea, Part 1: 457-495, 10 Fig., Mar. Biol. Assoc. India, Mandapam Camp.

Reichenbacher, B. (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. - Geologica Bavarica, **94**: 135-177, 3 Abb., 4 Tab., 3 Taf., München.

Reichenbacher, B. (1993): Mikrofaunen, Paläogeographie und Biostratigraphie der miozänen Brack- und Süßwassermolasse in der westlichen Paratethys unter besonderer Berücksichtigung der Fisch-Otolithen. - Senck. leth., **73** (2): 277-374, 11 Abb., 16 Tab., 11 Taf., Frankfurt a. M.

Rögl, F. (1996): Migration pathways between Africa and Eurasia - Oligocene - Miocene Palaeogeography. - Europal **10**: 23-26, 1 Tab., Straßburg.

Rzehak, A. (1893): Die Fauna der Oncophora-Schichten Mährens. - Verh. naturforsch. Ver. Brünn, **31** (1892): 142-192, 2 Abb., 2 Taf., Brünn.

Schötz, M. (1981): Erste Funde von *Neocometes* (Rodentia, Mammalia) aus der Molasse Bayerns. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 97-114, 8 Abb., 1 Tab., München.

Schudack, M. E. & Janz, H. (1997): Die Charophyten der miozänen *kleini*-Schichten. Hinweise auf Alter und Frühentwicklung des Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). - Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln, **114**: 427-449, 2 Taf., 2 Abb., 1 Tab., Köln 1997.

Schwerd, K., Doppler, G. & Unger, H. J. (1996): Gesteinsfolge des Molassebeckens und der inneralpinen Tertiärbecken. - In: Erl. Geol. Kt. Bayern 1:500000, 4. Aufl.: 141-187, 19 Abb., 3 Tab., München.

Shrbený, O. *et al.* (1994): Tertiary of the Bohemian Massif. - In: Klomínský, J. (Ed.) Geological Atlas of the Czech Republic, Encl. 3, Czech Geol. Survey, Prague.

Sieber, E. (1905): Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. - Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, **61**: 321-346, 16 Abb., Taf. 8-9, Stuttgart.

Sokač, A. (1975): Pleistocene Ostracod Fauna of the Dinaric Karst. - Geol. vjesnik, **28**: 109-118, 1 Abb., 4 Taf., Zagreb (in serbokroat. mit engl. Zusammenfass.).

Steininger, F. F., Bernor, R. L. & Fahlbusch, V. (1990): European Neogene Marine/Continental Chronologic Correlations. - In: Lindsay, H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Eds.) European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series, A, **180**: 15-46, 1 Fig., 1 Tab., Plenum Press, New York, London.

Steininger, F., Rögl, F. & Martini, E. (1976): Current Oligocene/Miocene biostratigraphic concept of the Central Paratethys (Middle Europe). - Newsl. Stratigr., **4** (3): 174-202, 3 Fig., 1 Tab., Berlin-Stuttgart.

Straub, E. W. (1952): Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. - Geol. Jb., **66**: 433-523, 24 Abb., 3 Texttaf., Taf. 4, Hannover.

Strauch, F. (1973): Faziostratotypus: Unter- und Oberkirchberg, Oberbayern, Bundesrepublik Deutschland. - In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_2 (Ottnangien): 253-255, Abb. 37, Verlag Slow. Akad. Wissensch., Bratislava.

Triebel, E. (1963): Ostracoden aus dem Sannois und jüngeren Schichten des Mainzer Beckens: 1. Cyprididae. - Senk. leth., **44** (3): 157-207, Taf. 25-36, Frankfurt a. M.

Unger, H. J. (1983): Versuch einer Neugliederung der Oberen Süßwassermolasse. - Geol. Jb., **A67**: 5-35, 6 Abb., 3 Tab., Hannover.

Unger, H. J. (1989): Die Lithozonen der Oberen Süßwassermolasse Südostbayerns und ihre vermutlichen zeitlichen Äquivalente gegen Westen und Osten. - Geologica Bavarica, **94**: 195-237, 16 Abb., 5 Tab., München.

Van Harten, D. (1979): Some new shell characters to diagnose the species of the *Ilyocypris gibba-biplicata-bradyi* group and their ecological significance. - Proc. VII. Internat. Sympos. Ostracodes - Taxonomy, Biostratigraphy and Distribution of Ostracodes: 71-75, 2 Taf., The Serbian Geol. Soc., Belgrad.

Van Morkhoven, F. P. C. M. (1963): Post-Palaeozoic Ostracoda. Vol. II Generic Descriptions. - 478 S., 763 Fig., Elsevier, Amsterdam - London - New York.

Werner, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands - Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **200**: 263 S., 139 u. XIII Abb., 21 Tab., 8 Taf., Stuttgart.

Zöbelein, H. K. (1985): Stratigraphie der nördlichen und teils mittleren Vorlandmolasse zwischen Hegau und Isar anhand von 11 Profilen. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 209-273, 1 Abb., 3 Tab., München.

Zöbelein, H. K. (1994): Die Kirchberger Typusschichten an der Iller (Untermiozän, Vorlandmolasse Württembergs) und ihre stratigraphisch-paläogeographischen Beziehungen. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 47-108, 7 Abb., 5 Tab., München.

9. Zu den Tafeln

Das benützte Raster-Elektronenmikroskop - nur Fig. 3 auf Taf. 3 ist eine lichtmikroskopische Aufnahme - zeigte während der ersten Aufnahmephase eine technisch bedingte, zu den Rändern hin zunehmende Verzerrung, wovon besonders schlanke Formen wie *Heterocypris* sp. inc. a (STRAUB 1952) und *Cypridopsis* sp. 1 JANZ 1997a betroffen sind. In diesen Fällen weicht das l/h Verhältnis um ca. 10% ab.

Die Flecken auf der Schalenoberfläche, besonders deutlich zu sehen auf Taf. 1, Fig. 2, 7 und 11, Taf. 2, Fig. 3 und Taf. 3, Fig. 1 und 8 sind Wasserflecken, die unter dem Lichtmikroskop nicht auffallen. Sie entstehen wahrscheinlich durch das Festheften der Klappe mit der Wölbung nach unten in der aus Karton gefertigten Zelle.

Durch das Lösungsmittel des Montageklebers ist die L von *Pseudocandona praecox* (Taf. 1, Fig. 9) randlich dunkel gefärbt.

Tafel 1

Darwinulina cylindrica STRAUB 1952

Fig. 1: R (l = 0.48, h = 0.22 mm), Außenansicht, anterodorsal leicht beschädigt, ca. x125; Probe S6 - 1959 II 5408

Fabaeformiscandona pokornyi (KHEIL 1964)

Fig. 2: L ♀ (l= 1.14, h = 0.56 mm), Außenansicht, ca. x50; Probe S5 - 1959 II 5415
Fig. 3: R ♀ (l = 1.06, h = 0.51 mm), Außenansicht, ca. x50; Probe S1 - 1959 II 5414
Fig. 4: R ♀ (l = 1.07, h = 0.55 mm), Innenansicht, Hinterrand leicht beschädigt, ca. x50; Probe S5 -1959 II 5413
Fig. 5: G A-2 (l = 0.63, b = 0.28 mm), Dorsalansicht, Vorderende oben, ca. x75; Probe S5 - 1959 II 5411

Fig. 6: L A-2 (l = 0.64, h = 0.33 mm), Innenansicht, ca. x75; Probe S5 - 1959 II 5409
Fig. 7: R A-2 (l = 0.63, h = 0.32 mm), Außenansicht, ca. x85; Probe S5 - 1959 II 5410
Fig. 8: R A-1 (l = 0.86, h = 0.43 mm), Außenansicht, ca. x70; Probe S5 - 1959 II 5412

Pseudocandona praecox (STRAUB 1952)

Fig. 9: L, juv. (l = 0.59, h = 0.33 mm), Außenansicht, ca. x95; Probe S5 - 1959 II 5416

Candonopsis arida (SIEBER 1905)

Fig. 10: L (l = 0.67, h = 0.32 mm), Innenansicht, ca. x85; Probe S1- 1959 II 5417

Cyclocypris ovum (JURINE 1820) G. W. MÜLLER 1912

Fig. 11: G (l = 0.46, h = 0.33 mm), Außenansicht von rechts, ca. x105; Probe S1- 1959 II 5418

Tafel 2

Ilyocypris sp. JANZ 1992

Fig. 1: L (l = 0.91 mm), Außenansicht, ca. x65; Probe S4 - 1959 II 5419
Fig. 2: L (Bruchstück), Innenansicht, posteroventrale Innenlamelle, ca. x135; Probe S4 - 1959 II 5420

Strandesia sp. JANZ 1997a

Fig. 3: L (l = 1.15, h = 0.66 mm), Außenansicht, ca. x50; Probe S5 - 1959 II 5421
Fig. 4: L A-1(l = 1.02, h = 0.62 mm), Außenansicht, ca. x45; Probe S5 - 1959 II 5423
Fig. 5: R A-1 (l = 1.02, h = 0.60 mm), Außenansicht, ca. x50; Probe S5 - 1959 II 5422

Mediocypris candonaeformis (STRAUB 1952)

Fig. 6: L (Bruchstück, l = ca. 0.94 mm), Außenansicht, ca. x45; Probe S5 - 1959 II 5424

Virgatocypris sp. A

Fig. 7: R, juv. (Bruchstück, l = ca. 0.61, h = ca. 0.33 mm), Außenansicht, ca. x85; Probe S5 - 1959 II 5425

Eucypris n. sp. STRAUB 1952

Fig. 8: R (Bruchstück, oberer Klappenteil, max. l = 1.85 mm), Außenansicht, ca. x30; Probe S6 - 1959 II 5428
Fig. 9: R (Bruchstück, hinterer Klappenteil, max. l = 1.42 mm), Außenansicht, ca. x40; Probe S5 - 1959 II 5427
Fig. 10: R (Bruchstück, vorderer Klappenteil, max. h = 0.76mm), Außenansicht, ca. x35; Probe S5 - 1959 II 5426

Tafel 3

Heterocypris sp. A

Fig. 1: R ♀ (l = 1.52 mm), Außenansicht, ca. x40; Probe S3 - 1959 II 5429
Fig. 2: R ♀ (l = 1.49, h = 0.84 mm), Innenansicht, ca. x35; Probe S3 - 1959 II 5430
Fig. 3: L, Schließmuskelfeld (Durchlicht unter Wasserbedeckung von innen), ca. x55; Probe S5 - 1959 II 5431
Fig. 4: L♂(l = 1.40, h = 0.73 mm), Außenansicht, ca. x40; Probe S5 - 1959 II 5431

Heterocypris sp. inc. a (Straub 1952)

Fig. 5: G (hinterer Teil der linken Klappe abgebrochen, l = 0.70, h = 0.38 mm), Außenansicht von rechts, ca. x80; Probe S4 - 1959 II 5433
Fig. 6: G (l = 0.68, b = 0.27 mm), Dorsalansicht, Vorderende oben, ca. x75; Probe S4 - 1959 II 5432
Fig. 7: L (Bruchstück, h = 0.35 mm), Innenansicht des hinteren Klappenteils, ca. x70; Probe S4 - 1959 II 5434

Cypridopsis sp. 1 Janz 1997a

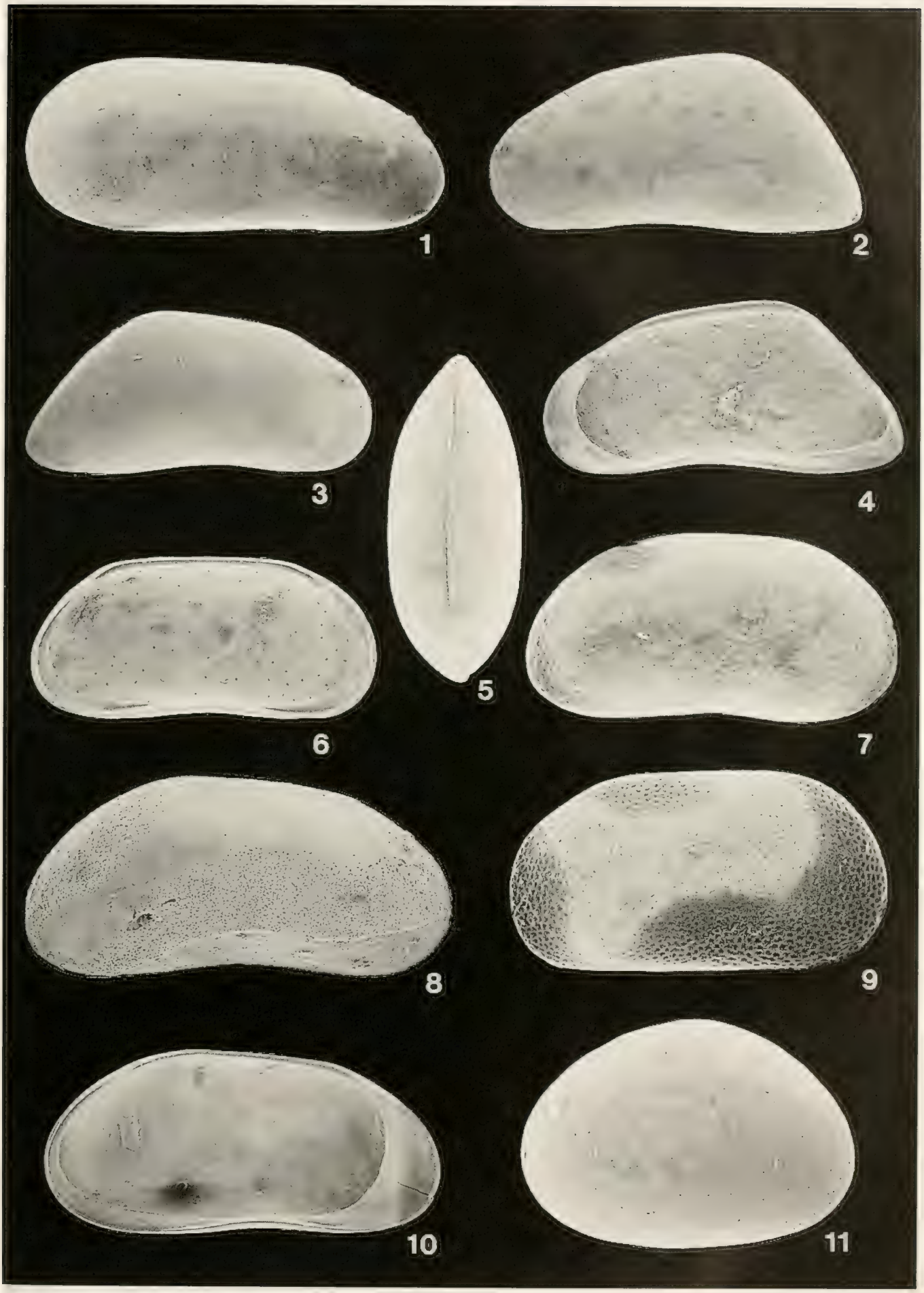
Fig. 8: L, juv. (l = 0.51, h = 0.27 mm), Außenansicht, ca. x100; Probe S3 - 1959 II 5435

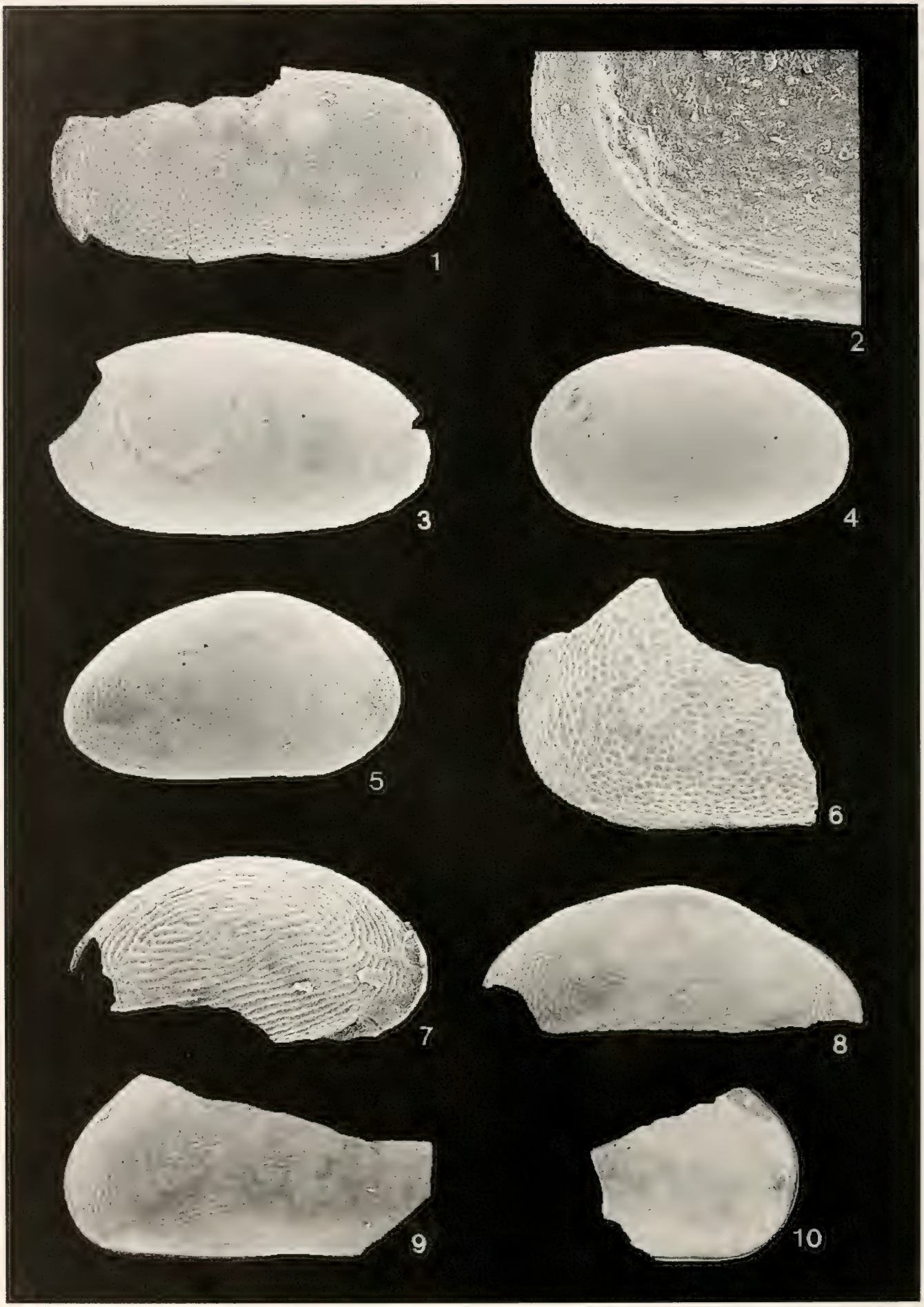
Potamocypris gracilis (Sieber 1905)

Fig. 9: G (l = 0.58, h = 0.36 mm), Außenansicht von links, ca. x85; Probe S5 - 1959 II 5436

Pseudocypretta sp. Janz 1997a

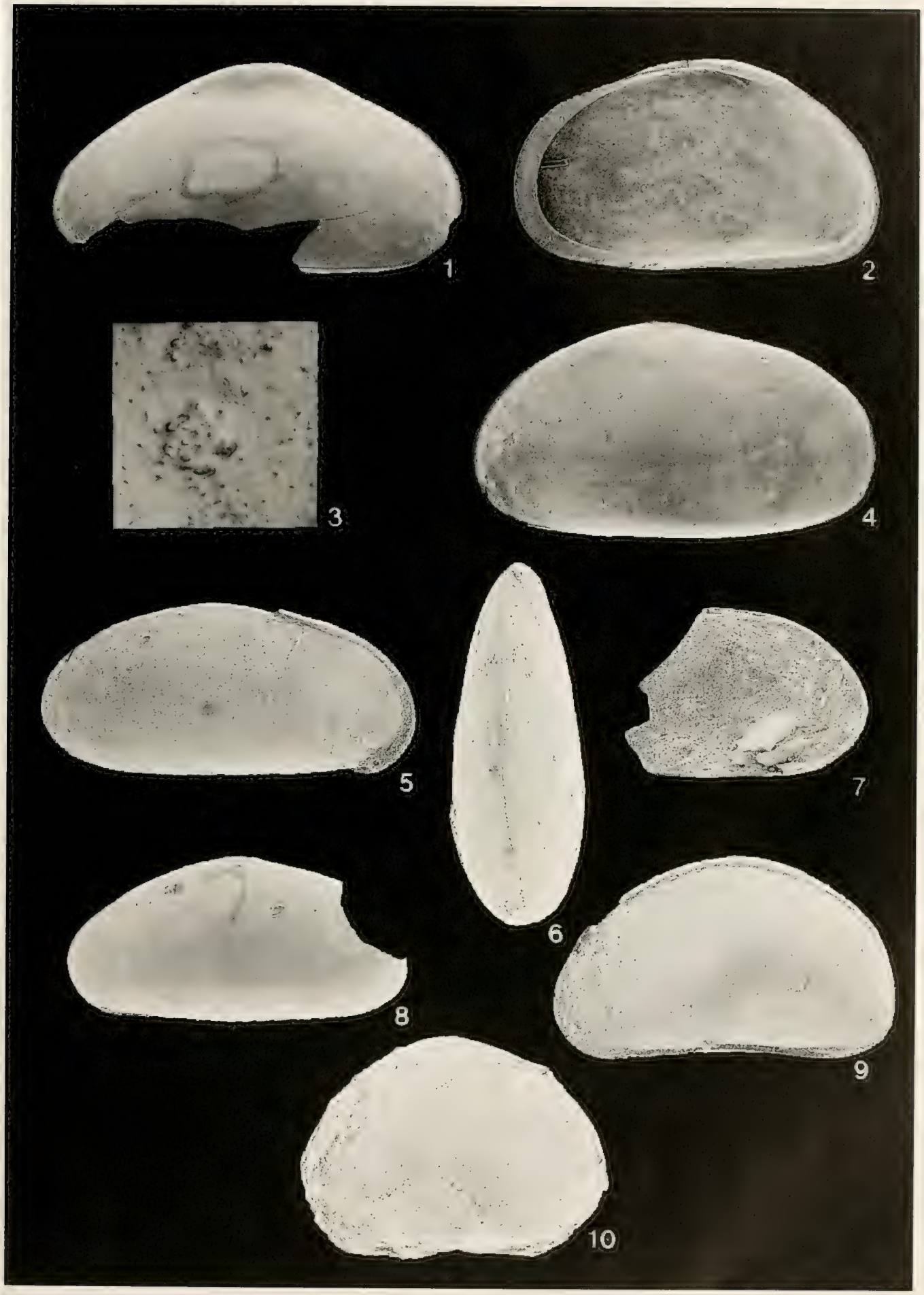
Fig. 10: G (l = 0.75, h = 0.55 mm), Außenansicht von links, ca. x60; Probe S5 - 1959 II 5437


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11



WITT, W.: Ostracoden

Tafel 2


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	167–181	München, 15. 12. 1998

Cyprinidae (Pisces) aus dem Jungtertiär von Alpagut-Dodurga bei Çorum (Mittelanatolien, Türkei)

Von Neriman Rückert-Ülkümen*)

Mit 4 Tafeln und 6 Abbildungen

Kurzfassung

Aus jungtertiären Ablagerungen des Alpagut-Dodurga-Gebietes bei Çorum (Mittelanatolien, Türkei) wird eine kleine Süßwasser-Fischfauna mit einigen neuen Arten erstbeschrieben. Die Fische gehören den Taxa *Leuciscus dodurgaensis* n. sp., *L. macrurus* Agassiz, *Barbus guendogani* n. sp. und *Tinca furcata* Agassiz an. Zum Vergleich wird auch *Barbus schizakanthus* n. sp. aus Kızılcahamam bei Ankara mit einbezogen. In einem Profil der Fischschichten werden die Lage der Fossilien angegeben und Bemerkungen zur Stratigraphie gemacht.

Abstract

From Late Tertiary deposits of the Alpagut-Dodurga area near Çorum (Middle Anatolia, Turkey) a small fauna of freshwater fishes, including new species, is decribed for the first time. The fishes are assigned to the following taxa: *Leuciscus dodurgaensis* n. sp., L. *macrurus* Agassiz, *Barbus guendogani* n. sp. and *Tinca furcata* Agassiz. For comparison *Barbus schizakanthus* n. sp. from Kızılcahamam near Ankara is included. Based on a stratigraphical profile of the fish layers the horizons of the fossil finds are indicated, and remarks on the stratigraphy are given.

Einleitung

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinen Kollegen Herrn Prof. Dr. O. Kaya und Dipl.-Geol. I. Gündoğan von der Universität Izmir, die mich gebeten haben, jungtertiäre Süßwasserfische aus dem Gebiet der Stadt Çorum NE Ankara zu bearbeiten, die sie dort aufgesammelt hatten. Das vorliegende Material, aus der Familie der Cyprinidae, ist durchwegs in gutem Zustand und viel besser erhalten als das aus den Diatomeen-Schichten von Kızılcahamam N Ankara, knapp 200 km weiter westlich. Der Fundort Alpagut-Dodurga liegt 30 km NNW Çorum (Abb. 1).

Die insgesamt 260 m mächtigen Fischschichten aus den Zeitraum Oberoligozän (?) - Mittelmiozän bestehen aus einer Folge von - teilweise laminierten - Mergeln, Siltsteinen und Karbonaten, untergeordnet Kohle (Profil Abb. 2). Die hier beschriebene Fischfauna stammt

*) Dr. Neriman Rückert-Ülkümen, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München.

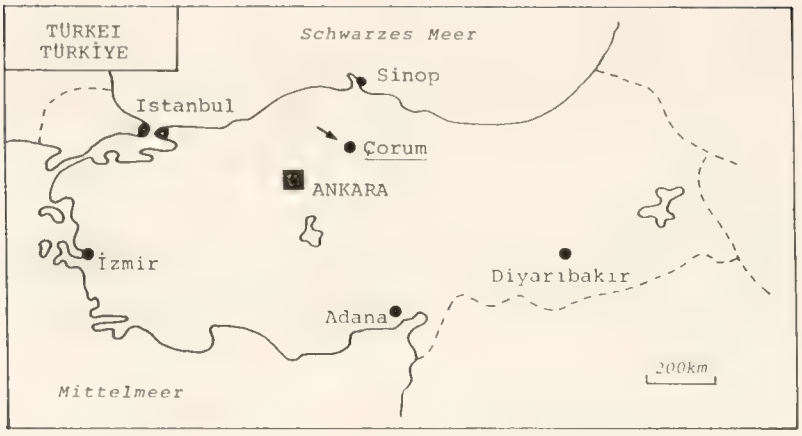


Abb. 1: Geographische Lage der Fundorte der fossilen Fische bei Alpagut-Dodurga, NNW Çorum (Türkei)

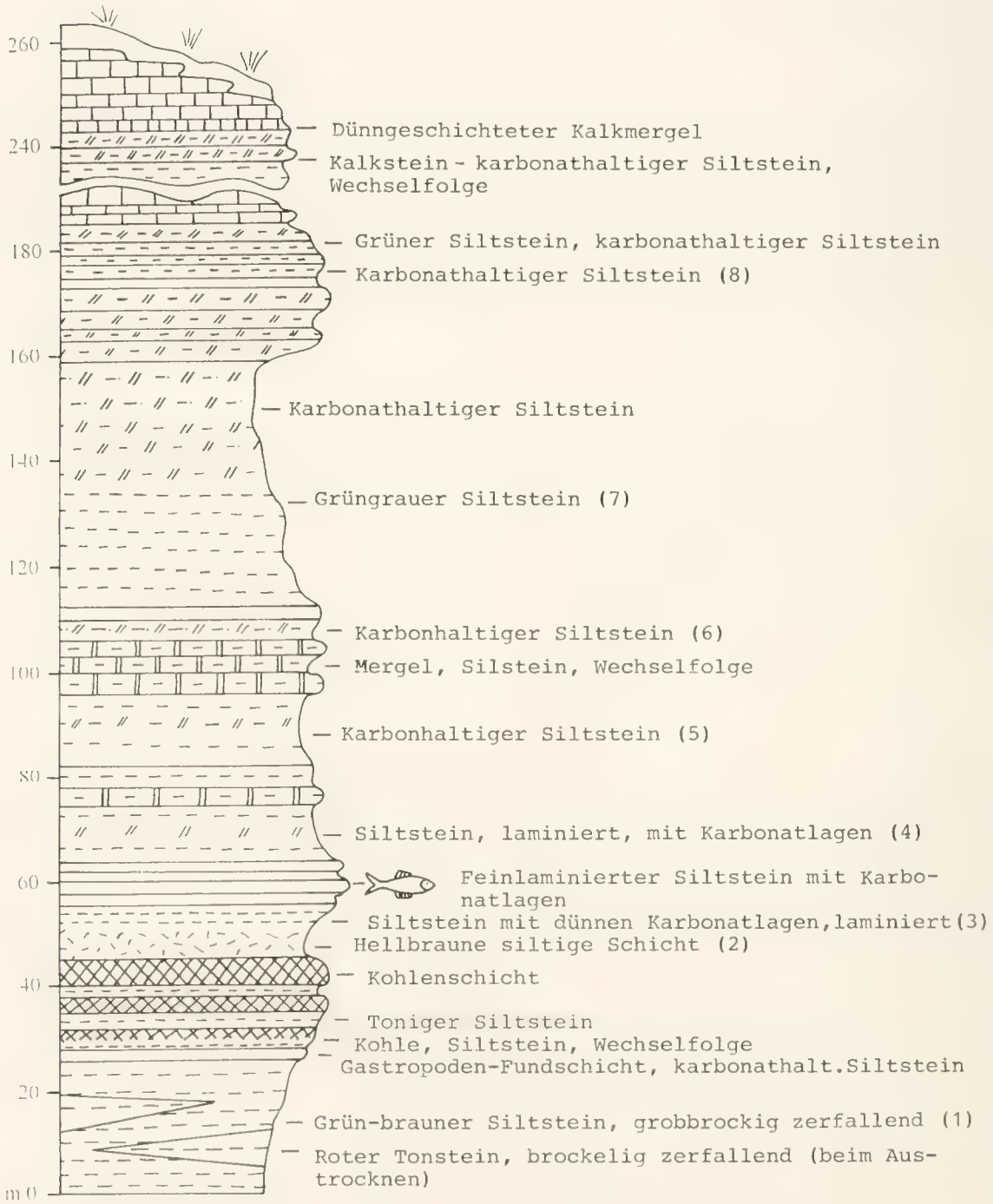


Abb. 2: Stratigraphisches Profil der Fischschichten. 1-8: Bearbeitete Proben.

aus einem feinlaminierten Siltstein mit Karbonatlagen, 60 m über der Basis, wenig oberhalb eines Kohlenflözes. Von den 115 aufgesammelten Stücken gehören die allermeisten zu *Leuciscus*, und zwar zu *L. dodurgaensis* n.sp. und *L. macrurus* AGASSIZ 1839. Nur untergeordnet treten *Barbus guendogani* n. sp. und *Tinca* cf. *furcata* AGASSIZ 1835 auf. Außerdem wird noch *Barbus* sp. aus Kızılcahamam N Ankara mit einbezogen (vgl. RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1980: 8-9, Taf. IV, Fig. 10), der sich als neue Art - *Barbus schizakanthus* n.sp. - erwiesen hat.

Die Abkürzungen auf den Textabbildungen bzw. im Text bedeuten:
D Dentale, Fr Frontale, Inh Interhämalia, In Interneuralia, Iop Interoperculum, La Lacrimale, Mx Maxillare, Mtp Metapterygoid, Occ Occipitale, Op Operculum, O Orbita, Os Occipitale superius, Pa Parietale, Pmx Prämaxillare, Pop Präoperculum, Pr Prädorsalknochen, Psph Paraspenoid, Ps Processus supraglenoidalis, Schk Schlundknochen, Schz Schlundzähne, Sop Suboperculum, Sor Suborbita.

Zur Fundschicht von Alpagut-Dodurga (vgl. Abb. 2)

Die oligo?- miozänen Fischschichten, die das Material zu der vorliegenden Arbeit geliefert haben, liegen bei Alpagut-Dodurga, ca. 30 km NNW Çorum (Mittel-Anatolien, Türkei). Die ca. 260 m mächtige Schichtfolge lagert diskordant über einer eozänen Sandstein-Siltstein-Wechselfolge, die noch vor Sedimentation der Fischschichten von einem Basaltschlot durchschlagen wurde. Über die gesamte Folge verteilt wurden 8 Mikroproben entnommen und ausgewertet. Der Rückstand aus Probe 1, einem grün-braunen, grobbrockig zerfallenden Siltstein, setzt sich nur aus Quarz, Pyrit, Limonit und etwas Glaukonit, ohne Fossilien, zusammen. Die Glaukonitkörner sind wahrscheinlich nicht autochthon, sondern aus den marinen Eozän-Gesteinen des Liegenden umgelagert worden. Die Proben 2-8 haben ausschließlich Süßwasserablagerungen erfaßt, denn sie erhalten nur Schlundzähnchen des Süßwasser-Genus *Alburnus* der Cyprinidae. Ein feinlaminierter Siltstein zwischen den Proben 3 und 4 hat außerdem kleine Fische geliefert, die in der vorliegenden Arbeit beschrieben werden. Daneben fanden sich Pflanzenreste, die auf einen fossilen Wurzelhorizont hinweisen: Rhizomteile einer Sumpfpflanze (Poaceae?), mit anhängenden Wurzeln. Braunkohlenhorizonte 10-20 m tiefer zeigen, daß nicht alle Schichten des Profils unter Wasserbedeckung entstanden sind, sondern zeitweise auch Moore vorhanden waren. Hinweise auf brackische oder marine Einschaltungen wurden - abgesehen von dem Glaukonit der Probe 1, der aber wohl umgelagert ist - nicht gefunden (Abb.2).

Taxonomie

Ordnung Cypriniformes

Familie Cyprinidae BONAPARTE 1837

Gattung *Leuciscus* CUVIER 1817

Typus-Art: *Cyprinus Leuciscus* LINNAEUS 1758

Leuciscus dodurgaensis n. sp.
Taf. 1, Fig.1-4, Abb. 3

Holotypus: 1 ♀ Exemplar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 961, Platte und Gegenplatte.
Paratypen: 5 Exemplare (♀ und ♂), Inv.-Nr. BSP 1980 X 962-966.
Stratum typicum: Untermiozän-Mittelmiozän.
Locus typicus: Alpagut-Dodurga bei Çorum NE von Ankara (Mittel-Anatolien, Türkei).

Derivatio nominis: Nach der Ortschaft Dodurga, dem Locus typicus.

Diagnose: Ein kleiner Fisch mit sehr elegantem, kurzem und schlankem Caudalteil; der Körper mit mittelgroßen Schuppen bedeckt. Die Dorsal- und die Analflosse sind kurz. Pharyngialzähne dünn, lang, in zwei Reihen angeordnet.

Beschreibung: Der abgebildete Holotypus (Taf. 1, Fig. 1), ein kleiner schlanker Fisch, hat eine Körperlänge von 50 mm und eine Körperhöhe von 7 mm. Der längliche kleine Kopf ist 11 mm lang und 6 mm hoch. Die Kopfknochen des Holotypus sind schlecht erhalten, können aber anhand der diesbezüglich vollständigeren Paratypen rekonstruiert werden. Das Auge, in seiner Mitte von einem dünnen Parasphenoid durchzogen, liegt noch nahe am Frontale. Das Maul ist endständig. Die leider zerbrochenen Schlundknochen stehen in zwei Reihen mit dünnen schlanken Zähnen. Das viereckige Operculum ist glatt; das Präoperculum ist an der inneren Seite scharfkantig gebogen; Prä- und Interoperculum sind klein. Das kräftige Cleithrum am Kopf ist durch eine Scapula mit der Pectoralflosse verbunden, die bei den ♂ ganz, bei den ♀ fast bis zur Basis der Ventralflosse reicht. Beides sieht man am besten bei den Paratypen. Die kurze Dorsalflosse mit 1.II.8 Strahlen liegt in der Mitte des Rückens. Sie ist von Schwanzstiel 16 mm und von Kopf 22 mm entfernt. Die Analflosse beginnt hinter der Dorsalflosse und hat II.7 Strahlen. Die Ventralflosse, unter der Dorsalflosse, zeigt I.8 Strahlen, die Pectoralflosse I.10 Strahlen. Die Formel der tief gegabelten, eleganten Caudalflosse ist: 3.I.8-8.I.3. Die Wirbelzahl beträgt 17? + 16 wobei die der Abdominal-Wirbel mit Sicherheit über 17 liegt, weil am Kopfbereich noch einige beschädigte Wirbelreste erkennbar sind. Die 12 feinen Rippen reichen bis zur Bauchkante. Der Körper ist mit mittelgroßen Cycloidschuppen bedeckt (Abb. 3a).

Bemerkungen: Die Exemplare weisen charakteristische Merkmale der Gattung *Leuciscus* auf: Dorsal- und Analflosse kurz; die Dorsalflosse beginnt auf Höhe der Ventralflosse. Die Analflosse liegt direkt unter dem Ende der Dorsalflosse. Zur Untergattung *Palaeoleuciscus* Obrhelova 1969, auf deren Unterschiede zu *Leuciscus* s.str. Obrhelova (1971: 553) näher eingeht, bestehen keine Beziehungen. Daß auch *Leuciscus etilius* Rückert-Ülkümen 1960 nicht zu *Palaeoleuciscus*, den Gaudant (1993: 336; 1998: 112) sogar zur Gattung erhebt, gezogen werden kann, wurde bereits früher begründet (Rückert-Ülkümen 1995: 638).

Beziehungen: *Leuciscus dodurgaensis* n.sp. zeigt große Ähnlichkeit zu *Leuciscus (Squalius) licata* Sauvage 1873 (Sauvage 1879: 186-187, Fig. 82,102) aus dem Ober-Miozän von Licata, Sizilien, vor allem bezüglich seines Körper- und Flossenbaus, er unterscheidet sich aber durch weniger Flossenstrahlen, schlankeren Caudalteil und sehr tief eingeschnittene Caudalflosse. *Leuciscus minimus* Rückert-Ülkümen 1980 (Rückert-Ülkümen 1980: 7-8, Taf. II, Fig. 5, 6) aus dem Ober-Miozän von Beşkonak Köyü (Ankara, Türkei) hat einen mehr gedrungenen Abdominalteil und ebenfalls unterschiedliche Anzahl der Flossenstrahlen (Abb. 3). Wegen der genannten Unterschiede liegt bei dem *Leuciscus* aus Dodurga eine neue Art vor: *Leuciscus dodurgaensis* n. sp vor.

Leuciscus dodurgaensis n. sp. im Vergleich mit anderen Arten

	D	A	V	P	KH:KL	W	R	C
Leuciscus (Squalius) licata	1.10	1.10	1.6	9~10	1/6	35 (15+20)	5.I.	10-9.I.5
Leuciscus minimus	1.7	9	5~6	6	1/4	35 (16+17)	12	
Leuciscus dodurgaensis n.sp	2.I.8	1.II.7	I.8	I.10	1/7.2	17?+16	12	3.I.8-8.I.3

D Dorsalflosse, A Analflosse, V Ventralflosse, P Pectoralflosse, C Caudalflosse - Stacheln und Strahlen -, KL Körperlänge, KH Körperhöhe, W Wirbel, R Rippen.

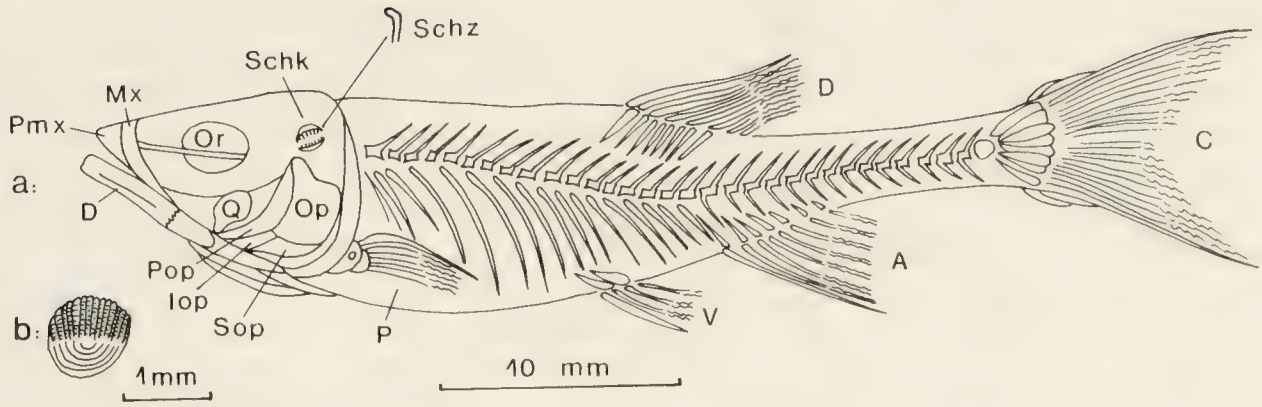


Abb. 3: *Leusiscus dodurgaensis* n. sp.: a, Rekonstruktion; b, Schuppe.

Leuciscus macrurus AGASSIZ 1839
Taf. 2, Fig. 1-2 , Abb. 4

*1839 *Leuciscus macrurus* AGASSIZ.- AGASSIZ Poiss. foss. vol. V, pt. II, p.30. pl. 51 b.
1854 *Leuciscus macrurus* AGASSIZ.- TROSCHEL, Foss. Fische Braunkohle Siebengebirge:18.
1960 *Leuciscus macrurus* AGASSIZ.- RÜCKERT-ÜLKÜMEN, Trakya Çanakkale mınt. Neojen Balık. Form.: 63-64, Taf. XXIII, Fig. 1-3.
1970 *Leuciscus macrurus* AGASSIZ.- ANDJELKOVIČ, Tert. fish. Serbia: 304, pl.VII, fig. 3.
1989 *Leuciscus macrurus* AGASSIZ.- ANDJELKOVIČ, Tert. fish. Yugoslavia.: 71, pl. IV, fig. 3.

Material: 4 Exemplare, Inv.-Nr. BSP 1980 X 967, 968, 970 a,b, 971.
Fundort: Alpagut-Dodurga bei Çorum NE von Ankara (Mittel-Anatolien, Türkei).
Alter: Untermiozän-Mittelmiozän.

Beschreibung: Die Fische sind bei der Freilegung mehr oder weniger beschädigt worden, aber die Art läßt sich anhand der am besten erhaltenen Teile aller 4 Exemplare gut rekonstruieren. Der Körper ist ca. 135 mm lang und 30 mm hoch. Die Länge des großen Kopfs beträgt 27 mm und seine Höhe 21 mm. Das Maul ist endständig; Prämaxillare und Maxillare sind kurz und stumpf; das Dentale ist kräftig entwickelt. Die Orbita liegt nahe dem starken Frontale und in ihrer Mitte ist ein dünnes Parasphenoid sichtbar. Das längliche Operculum mit dünnem Präoperculum und kleinen Prä-und Interoperculum endet hinten mit einem schmalen Cleithrum. Das kleine Quadratum ist ausgeprägt viereckig (Abb. 4). Die Dorsalflosse liegt in der Mitte des Rückens, hat I.9 Strahlen und sitzt über 9 Interneuralia. Zwischen Kopf und Dorsalflosse liegen einige Prädorsalknochen. Die große Analflosse befindet sich hinter der Dorsalflosse und besitzt I. 12 Strahlen mit 10 Interhämalia. Die gut entwickelten Ventralflossen befinden sich unter dem Beginn der Dorsalflosse und zeigen I. 7 Strahlen. Die Pectoralflosse weist I. 10 Strahlen auf. Die Zahl der Wirbel beträgt 36, davon befinden sich 16 am Caudalteil. Die 12 langen Rippen erreichen fast die Bauchkante. Nur an einem Exemplar sieht man die gut entwickelte Caudalflosse mit 5.I.9-8.I.4 Strahlen. Die Schuppen sind mittelgroß und zeigen feine konzentrische Rillen (Abb. 4b).

Bemerkungen: Die oben beschriebenen 4 Exemplare stimmen in Körperform, Proportionen, Flossenstrahlen-Zahl und Schuppenbau gut mit dem aus den oberoligozänen Lignitschichten vom Siebengebirge bei Bonn beschrieben *L. macrurus* (vgl. AGASSIZ 1839, Vol. 5: 30-31, Taf. 51 b, Fig. 1-3) überein. Außerdem wurde dieselbe Art in Tonen mit Gips und feingeschichteten dünnen Kalkbänken (Miozän) im Gebiet Etili-Çan (Dardanellen,Türkei) gefunden (vgl. RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1960: 63, Taf. XXIII, Fig. 1-3).

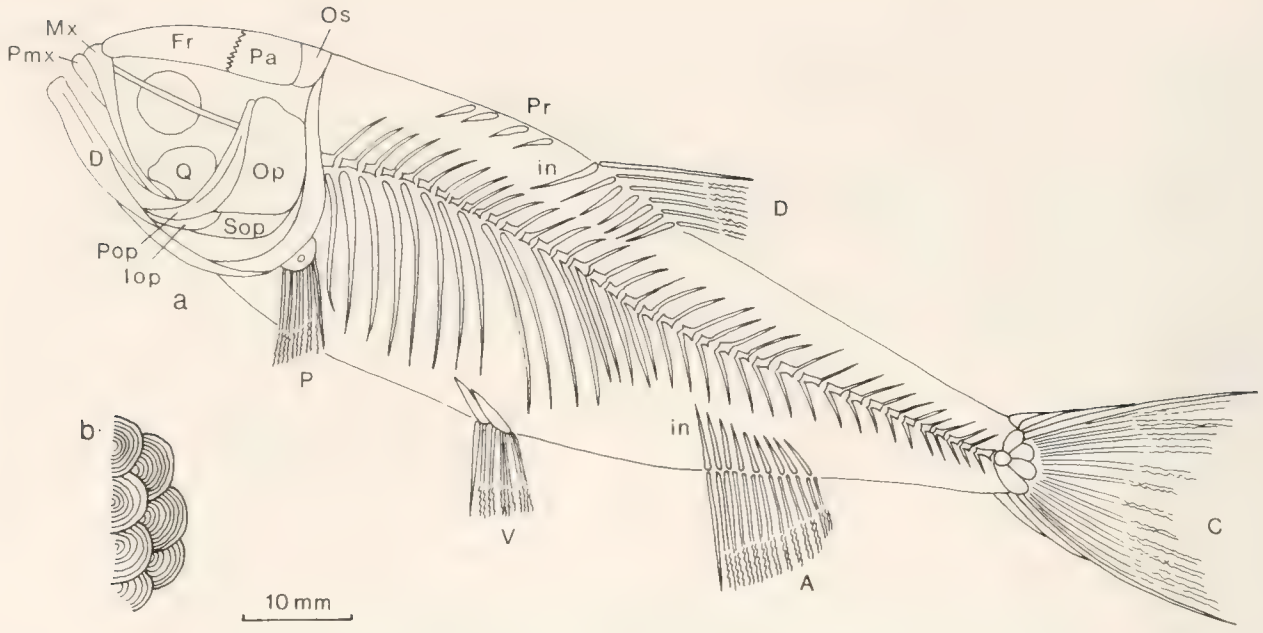


Abb. 4: *Leuciscus macrurus* AGASSIZ: a, Rekonstruktion; b, Schuppen.

Gattung *Barbus* CUVIER 1817

Typus-Art: *Cyprinus barbus* LINNAEUS 1758

Das umfangreiche Genus *Barbus*, nach STERBA (1990:239) phylogenetisch keine einheitliche Gruppe, wurde schon von BLEEKER (1863) weiter unterteilt. MEINKEN (1972) hat diese Gliederung wieder aufgenommen und STERBA (1990) schließt sich ihm an. Demnach zerfällt *Barbus* in 4 Genera, die sich vorwiegend durch die Ausbildung ihrer Barteln, daneben der des dritten Dorsal-Stachels und der Schuppen unterscheiden. Die vorliegenden Exemplare lassen sich durch ihren stark gezähnten 3. Dorsalstachel und die Schuppen am ehesten *Barbus* sensu stricto anschließen, doch weisen schon MYERS 1956 und TAKI 1978 in STERBA (1990:239) darauf hin, daß die genannten Merkmale stärker variieren und die Untergliederung eine vorläufige sei.

Barbus guendogani n. sp.
Taf. 3, Fig. 1 a, b-2 a, b, Abb. 5

Holotypus: Ein fast vollständiges Exemplar, nur ohne Schwanzflosse, Inv.-Nr. BSP 1980 X 973.

Paratypus: Ein schlechter erhaltenes Exemplar mit zertrümmerten Kopfknochen und ohne den unteren Lappen der Schwanzflosse, Inv.-Nr. BSP 1980 X 974 .

Locus typicus: Alpagut-Dodurga bei Çorum NE von Ankara (Mittel-Anatolien, Türkei).

Stratum typicum: Untermiozän bis Mittelmiozän.

Derivatio nominis: Nach Herrn Geologen Ibrahim GÜNDOĞAN (Izmir, Türkei) zum Dank, daß er mir das hier beschriebene Material überlassen hat.

Material: Ein Holo- und ein Paratypus.

Diagnose: Ein schlanker Fisch mit einem länglichen Kopf, dessen Knochen verhältnismäßig kräftig sind. Der zweite Stachel der Dorsalflosse mit kräftigen, langen, konischen Zacken. Wirbel am Abdominalteil mit kräftigen und gegabelten Neurapophysen besetzt. Die starken Rippen reichen bis zur Bauchkante.

Beschreibung: Ein mittelgroßer schlanker *Barbus*, dessen beide Exemplare leider etwas beschädigt sind. Dem Holotypus fehlt die Schwanzflosse und beim Paratypus sind die Kopfknochen bei der Diagenese deformiert worden.

Die Körperlänge (Holotypus) ohne Schwanzflosse beträgt ca. 90 mm, die Höhe ca. 20 mm. Die Länge des Kopfes ist etwas größer als die Körperhöhe. Die Maulöffnung ist klein; Prämaxillare und Dentale sind kräftig entwickelt. Die Orbita liegt am Vorderteil des Kopfes und wird unten von einem Parasphenoid durchzogen. Das starke Frontale ist länger als das Parietale und das schmale Supraoccipitale, von dem leider nur einige Knochenreste und Abdrücke erhalten sind.

Die Dorsalflosse liegt in der Mitte des Rückens über den Bauchflossen, hat vorne zwei Stacheln. Der 2. ist der längere und mit kräftigen konischen Zacken besetzt. Es folgen 9 geteilte Strahlen. Die Bauchflossen haben 8-9 Strahlen. Die kurze Analflosse beginnt unter dem Ende der Dorsalflosse und hat I.9 Strahlen; der erste Strahl ist nicht gegabelt. Die Pectoralflossen liegen dicht hinter dem Kopf, mit einem ungeteilten und 8 geteilten Strahlen.

Beim Paratypus ist der Kopf verdrückt und erscheint deswegen unförmlich groß; auch die Knochenkonturen sind nicht mehr erkennbar. Die obere Hälfte der Caudalflosse ist sehr gut erhalten; man zählt oben am Rande zwei kleine dornartige Stacheln und 9 Strahlen. Die rundlichen Cycloidschuppen sind klein und mit konzentrischen Rillen versehen.

Beziehungen: *Barbus guendogani* n. sp. hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von CHANG (1937) erstbeschriebenen *Barbus szechuanensis* aus dem Unter- bis Mittelpliozän von Choukoutien, China, vor allem bezüglich seiner schlanken Körper- und Kopfform, auch des großen Operculum, unterscheidet sich aber durch sein glattes Operculum, die Wirbel- und Rippenzahl und die Dorsalflossen-Strahlen.

Unser neuer *Barbus* erinnert auch an den aus dem Oligo-Miozän von Etili-Çan (Dardanellen, Türkei) erstbeschriebenen *Barbus bispinosus* RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1960, hat aber einen schmaleren längeren Kopf und längere Körperform, mehr längliche und kräftigere Zacken am Dorsalstachel sowie eine andere Zahl der Flossenstrahlen.

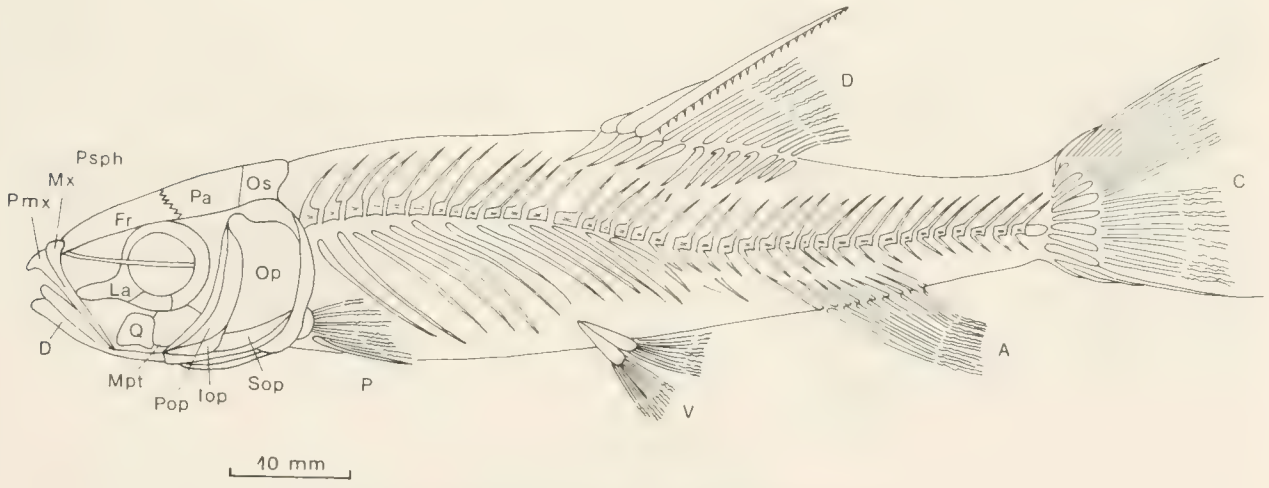


Abb. 5: *Barbus guendogani* n. sp.

Barbus schizakanthus n. sp.
Taf. 2 , Fig. 3 a, b

*1980 *Barbus* sp. – RÜCKERT-ÜLKÜMEN, foss. Fische Frösche Miozän Anatolien: 8-9, Taf. 4, Fig. 10.

Holotypus: Ein Exemplar ohne Kopf, Inv.-Nr. BSP 1980 X 12.
Locus typicus: Beşkonak Köyü bei Kızılcahamam (Ankara, Türkei).
Stratum typicum: Obermiozän.
Derivatio nominis: Von (griech.) schizein = spalten, akantha = Dorn, Stachel, wegen des dritten verknöcherten Stachels, der mit starken gespalteten Dornen besetzt ist.

Material: Ein Exemplar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 12.

Diagnose: Ein mittelgroßer Fisch mit hohem Körper und einem außergewöhnlichen 3. Dorsalstachel: dieser ist mit Dornen besetzt, die an zwei- bis dreigeteilte Zahnwurzeln erinnern (Taf.2, Fig. 3b).

Beschreibung: Das Exemplar wurde bereits von RÜCKERT-ÜLKÜMEN (1980: 8-9, Taf. 4, Fig.10) als *Barbus* sp. beschrieben. Spätere Untersuchungen und bessere Fotoaufnahmen zeigen aber, daß dieses Exemplar, unter anderem wegen einer besonderen Bezahnung am dritten Stachel der Dorsalflosse, näher bestimmbar ist.

Die Körperlänge bis zum Ansatz des Kopfes beträgt ca. 115 mm, die maximale Höhe 33mm; wenn man den Körper des Fisches rekonstruiert, dürfte er etwa 135 mm messen. Im Caudalbereich hat er 14, im abdominalen dagegen ca. 17 Wirbel. Die 12 kurzen Rippen reichen nicht bis zur Bauchkante.

Die in der Mitte des Rückens liegende Dorsalflosse hat vorne einen kleineren, danach einen etwas größeren und als dritten einen sehr starken Stachel, der mit gespalteten Dornen besetzt ist, ferner 7 dünne geteilte Strahlen (Taf. 2, Fig.3 a, b). Unter der Dorsalflosse liegt die Ventralflosse mit 7 kräftigen Strahlen, die kräftiger als die Dorsalstrahlen sind. Hinter der Ventralflosse befindet sich die Analflosse, von der sich leider nur 4 Strahlen erhalten haben. Hinter dem Kopfbereich ist noch die Pectoralflosse erkennbar, mit einem kräftigen Stachel und einigen noch überlieferten Strahlen. Die Caudalflosse ist tief gegabelt, mit C = 3.I.9-9.I.4 Strahlen. Schuppen sind nicht erkennbar.

Beziehungen: *Barbus schizakanthus* n. sp. zeigt eine gewisse Ähnlichkeit zur *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT 1852 (QUENSTEDT 1852: 236-237, Taf. 19, Fig. 1-2) aus dem mittelmiozänen Süßwasserkalk von Steinheim am Albuch, besonders bezüglich seiner höheren Körperform, unterscheidet sich aber durch den besonders stark gebauten und gezähnten 3. Dorsalflossen-Stachel. Unsere neue Art erinnert auch an *Barbus fossilis* MARTIN 1883 aus Tertiär-Ablagerungen von Nanggoeng, Java, von dem der Holotypus aus Leiden eingesehen werden konnte (Inv.-Nr. St: 11778). Gemeinsam ist eine hohe Körperform, aber *Barbus schizakantus* n. sp. unterscheidet sich durch seinen starken Knochenbau, kräftige Flossenstrahlen und die Ausbildung des Dorsalstachels.

Die heute in Europa lebenden *Barbus*-Arten haben schlankere Körper. Erstmals QUENSTEDT 1852 hat mit *Barbus steinheimensis* eine fossile Form mit etwas höherem Körper beschrieben, aber wegen ihrer kurzen Dorsalflosse noch zur Gattung *Barbus* gestellt. Auch *Barbus schizakanthus* n.sp. zeigt sehr charakteristische Merkmale, vor allem seinen dritten Dorsalstachel mit geteilten Dornen (Taf. 2, Fig. 3 a, b). Wegen dieser besonderen Kennzeichen wurde eine neue Art errichtet.

Gattung *Tinca* CUVIER 1817

Typus-Art: *Cyprinus tinca* LINNAEUS 1758

Tinca cf. *furcata* AGASSIZ 1839

Taf.4, Fig.1, Abb.6

cf * 1839 *Tinca furcata* AGASSIZ. – AGASSIZ, Poiss. foss. vol.V, pt.I I, p.18, pl. 52.
„ 1839 *Tinca leptosoma* AGASSIZ. – ibid, p.19-20, pl.51.
„ 1839 *Tinca micropygoptera* AGASSIZ. – ibid, p. 20-21, pl. 51a, fig. 1-3.
„ 1839 *Leuciscus hartmani* AGASSIZ. – ibid, p. 33-34, pl. 51c, fig.1.
„ 1861 *Tinca magna* WINKLER. – WINKLER, Descript. Poiss. foss. d'Oeningen:.16-18, pl.II, fig. 5.
„ 1934 *Tinca furcata* AGASSIZ. – WEILER, Fische Steinheimer Becken: 4-12, Taf. I, Fig.1-3, Taf. II, Fig. 12, Abb. 1-12.

Material: Ein unvollständiges Exemplar, Inv.-Nr. BSP 1980 X 972.
Fundort: Alpagut-Dodurga bei Çorum NE von Ankara (Mittel-Anatolien).
Fundschicht: Untermiozän-Mittelmiozän.

Beschreibung: Der Fisch war bei seiner Einbettung in der Mitte des Körpers schon zerfallen, aber der noch zu $^{3}/_{4}$ erhaltene Caudalteil, mit der Analflosse, den hinteren Kopfknochen und den Pectoralflossen, läßt alle wesentlichen Merkmale von *Tinca* erkennen. Der vordere Teil des Kopfs ging bei der Bergung verloren. Erhalten ist noch das oben liegende trapezförmige Operculum mit einem kräftigen Processus supraglenoidalis (vgl. WEILER 1934: 5, Abb. 4 sowie diese Arbeit Abb. 6). Die Oberfläche des Operculums zeigt divergierende feine Streifen. Auch der hintere Teil des kräftigen Praeoperculums ist gut erhalten. Unter dem Operculum liegen ein großer und ein kleiner Schlundzahn, was ebenfalls für die Gattung Tinca spricht.

Die Dorsalflossen-Strahlen sind leider verstreut, so daß man ihre Anzahl nicht genau angeben kann. Die Ventralflossen sind nicht überliefert. Die lange kräftige Pectoralflosse mit der starken Clavicula hat 8-9 Strahlen. Die Analflosse befindet sich nahe der Schwanzflosse und zeigt 9 Strahlen. Am breiten Schwanzteil setzt eine kräftige Caudalflosse an, die sicher nicht gegabelt war. Zahl der Strahlen: 9.I.9-8.I.5.

Die rundlichen, sehr deutlichen Schuppen am Caudalbereich sind mittelgroß. Ihre Oberfläche ist mit feinen Streifen verziert, die bis zum Nodus verlaufen; dazwischen liegen konzentrische Rillen (vgl. Abb. 6).

Bemerkungen: Unser Exemplar zeigt durch den breiten Caudalteil mit nicht geteilter Schwanzflosse, der Analflossen-Strahlenzahl, dem Bau des Operculums und der Schuppen-Struktur große Ähnlichkeit mit der aus den mittelmiozänen Schichten von Oeningen, Baden, beschriebenen Art *Tinca furcata* AGASSIZ (vgl. AGASSIZ 1839: 18-19, vol. 5, Tab. 52).

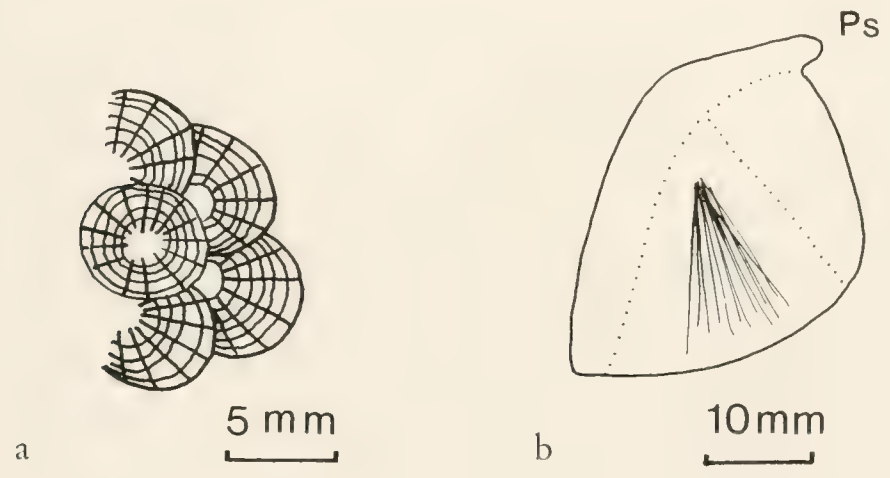


Abb. 6: *Tinca* cf. *furcata* AGASSIZ: a Schuppen, b Operculum.

Ökologie und Stratigraphie

Die aus Ablagerungen des Jungtertiärs von Alpagut-Dodurga bei Çorum, Türkei, aufgesammelte Fischfauna weist in ihrer Gesamtheit auf limnische bis schwach brackische Verhältnisse hin. Für sehr geringe Wassertiefe sprechen Rhizomteile von Sumpfpflanzen (Poaceae?). Die Fische sind mit der Familie Cyprinidae vertreten, und zwar mit den Genera *Leuciscus*, *Barbus* und *Tinca*. Hinzu kommen noch Schlundzähnchen des Cypriniden-Genus *Alburnus* (Probe 2-7 des Profils). Heutige Vertreter der Fische leben in süßen bis allenfalls schwach brackischen, stehenden bis langsam fließenden Gewässern, *Leuciscus* bevorzugt in Bodennähe. *Leuciscus* ist

sehr gesellig und findet sich oft in großen Schwärmen, was möglicherweise das gehäufte fossile Auftreten erklärt. Sowohl bei Alpagut-Dodurga wie bei Kızılcahamam ist *Leuciscus* mit nahezu 95% an der Fauna beteiligt, die übrigen Genera treten weit zurück. Die Lokalität Kızılcahamam ist im Gegensatz zu ersterem Ort durch einen hohen Pflanzen-Anteil charakterisiert.

Zu einer genaueren Alterseinstufung wären Begleitfossilien erforderlich, denn die monotone Süßwasser-Fischfauna ist hierfür wenig geeignet. *Leuciscus macrurus* AGASSIZ wurde bisher nur aus dem Oberoligozän des Siebengebirges und aus dem Untermiozän von Etili-Çan beschrieben, *Tinca furcata* AGASSIZ aus dem Mittelmiozän von Oeningen. In erster Näherung können die Fischschichten von Alpagut-Dodurga dem Untermiozän bis Mittelmiozän zugeordnet werden.

Dank

Am ersten Stelle möchte ich mich bei dem Direktor von Universitätsinstitut und Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, Herrn Prof. Dr. D. HERM, für seine Unterstützungen bedanken. Ebenso bin ich den Herren Prof. Dr. O. KAYA, Prof. Dr. C. HELVACI und seinem Doktoranden Herrn Diplom-Geologen I. GÜNDOĞAN an der Ege Universität Izmir, Türkei, dafür zu Dank verpflichtet, daß sie mir das vorliegende Material zum Bearbeiten überlassen haben. Herr Dr. J. de VOS am Nationaal Naturhistorisch Museum Leiden, Niederlande, hat mir freundlicherweise den Holotypus von *Barbus fossilis* MARTIN zur Ansicht ausgeliehen. Weiter danke ich Herrn K. DOSSOW für die Anfertigung der Zeichnung sowie Herrn G. BERGMEIER für die Fotoaufnahmen.

Schriftenverzeichnis

AGASSIZ, L. (1833-43): Recherches sur les poissons fossiles. V. (2): 1-148, Tab. A-M, Tab.1-64; Neuchâtel (Suisse).

CHANG, H. (1936): Fossil Fishes from Choukoutien. -Bull. Soc. Geol. China. **16**: 473-475, Pl. I-III, 6 Abb.; Peking.

GAUDANT, J. (1993): L'ichtyofaune lacustre du Miocène d'Etili (Anatolie occidentale, Turquie): un réexamen.- N. Jb. Geol. Paläont., Mh, **1993** (6): 335-344, 9 Abb.; Stuttgart.

GAUDANT, J. (1998): L'ichtyofaune des eaux continentales miocènes de Serbie (Yougoslavie): une révision.- N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **207** (1): 107-123, 4 Abb.; Stuttgart.

MEINKEN, H. (1972): Nicht jede indische Barbe ist eine Puntius-Art. Barbus, Capoeta, Puntius oder Barbodes?-Aquarienmagazin, Jg. **6** (9): 354 357, 4 Abb.; Stuttgart.

OBRHELOVÁ, N. (1971): Vergleichende Osteologie der Gattung *Leuciscus* (Pisces) aus tertiären Schichten der nördlichen und westlichen ČSSR.- Paläont. Abh. A Paläozool.: **4** (3): 549-660, 80 Abb., 7 Tab.,10 Taf.; Berlin.

QUENSTEDT, F.A. (1852) Handbuch der Petrefaktenkunde.: I-IV, 1-792, 62 Taf. ; Tübingen (H. Lauppsche Buchh.).

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, N. (1960): Trakya ve Çanakkale mıntıkalarında bulunan Neojen Balıklı formasyonları hakkında.- Istanbul Univ. Fen Fak. Monogr. (Tabii Ilimler kısmı), **16**: 1-80, 36 Taf. , 18 Abb., 3 Karten.; Istanbul.

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, N. (1963): Tertiäre Fische aus Thrakien und Dardanellen (Türkei).- Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, (B), **28**, Fasc. 1-2: 1-108, 26 Taf., 7 Abb., 3 Karten; Istanbul.

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, N. (1980): Fossile Fische und Frösche aus dem höheren Miozän von Zentral-Anatolien.-Sci. Rep. Fac. Sci. Ege Univ. No: **249** (Biyoloji No 144): 1-20, 9 Taf.; Izmir.

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, N. (1995): *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN und einige andere Cyprinidae aus dem Jungtertiär von Beşkonak Köyü (Türkei).- N.Jb. Geol. Paläont. Mh., H. **10**: 636-645, 12 Abb.; Stuttgart.

Sterba, G. (1990): Die Süßwasserfische der Welt: 1-915, 1425 Fotos, 526 Zeichn., 73 Karten; Leipzig-Jena-Berlin (Urania).
Troschel, F. H. (1854): Über die fossilen Fische aus der Braunkohle des Siebengebirges.- Verhandl. Naturh. Ver. Preuss. Rheinl. Westphal., Vol. **11**: 1-28; Bonn.
Weiler, W. (1934): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, Teil I. Die Fische des Steinheimer Beckens. - Palaeontographica, **8**: 1-20, 3 Taf., 18 Textabb.; Stuttgart.
Winkler, T. C. (1961): Description de quelques nouvelles espèces de Poissons Fossiles des calcaires d'eau douce d' Oeningen: 1-65, Taf.1-7, Harlem (Les Heritiers Loosjes).
Woodward, A. S. (1901): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, **5**: 1-636, Taf. 1-19; London.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1-2: Holotypus: *Leuciscus dodurgaensis* n. sp., Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 961, 1. Platte ♀ und 2. Gegenplatte ♀.
Fig. 3: Paratypus: *Leuciscus dodurgaensis* n. sp., Untermiozän-Mittelmiozän,Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr.BSP 1980 X 964, ♂.
Fig. 4: Paratypus: *Leuciscus dodurgaensis* n.sp., Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 963, ♂.

Tafel 2

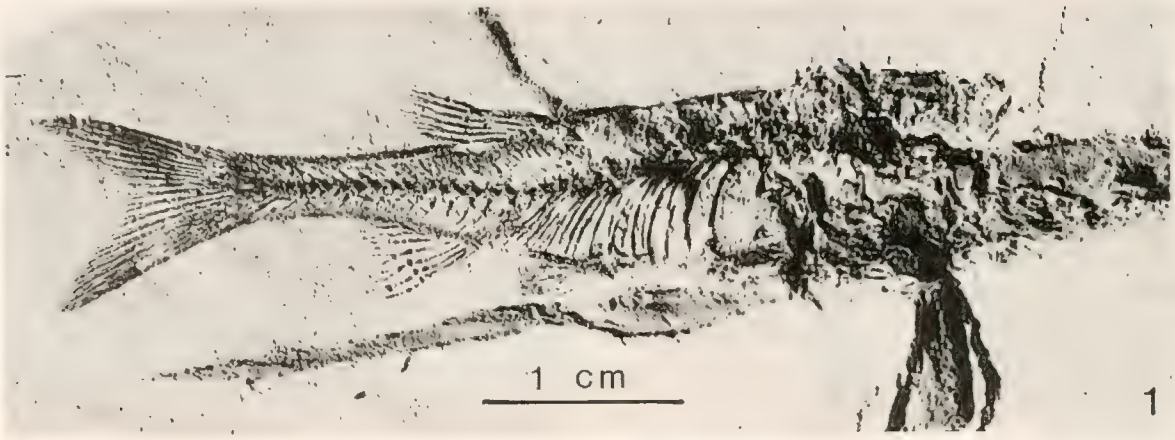
Fig. 1: *Leuciscus macrurus* Agassiz 1839, Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 967.
Fig. 2: *Leuciscus macrurus* Agassiz 1839, Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 969.
Fig. 3: Holotypus: a, *Barbus schizakanthus* n. sp., Obermiozän, Beşkonak Köyü, Kızılcahamam, Ankara, Inv.-Nr. BSP 1980 X 12. b, Dorsalflossenstachel, vergrößert.

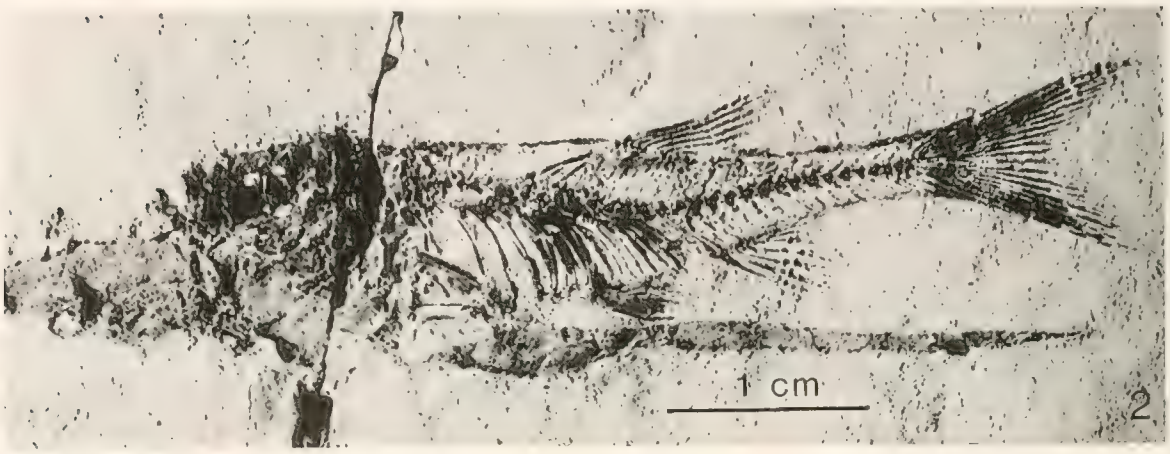
Tafel 3

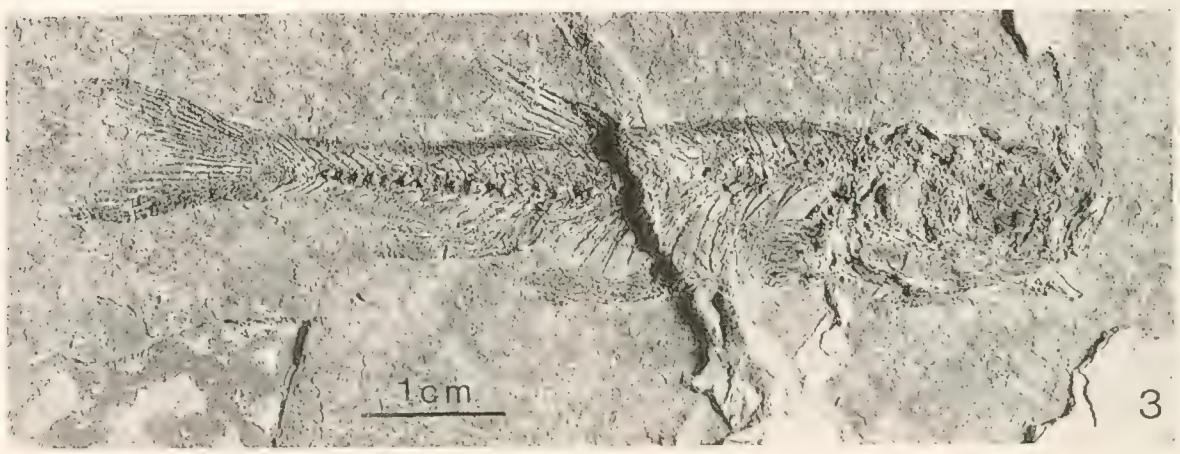
Fig. 1: a, Holotypus, *Barbus guendogani* n. sp., Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 973. b, Dorsalflossenstachel, vergrößert.
Fig. 2: a, Paratypus, *Barbus guendogani*,Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 974. b, Dorsalflossenstachel, vergrößert.

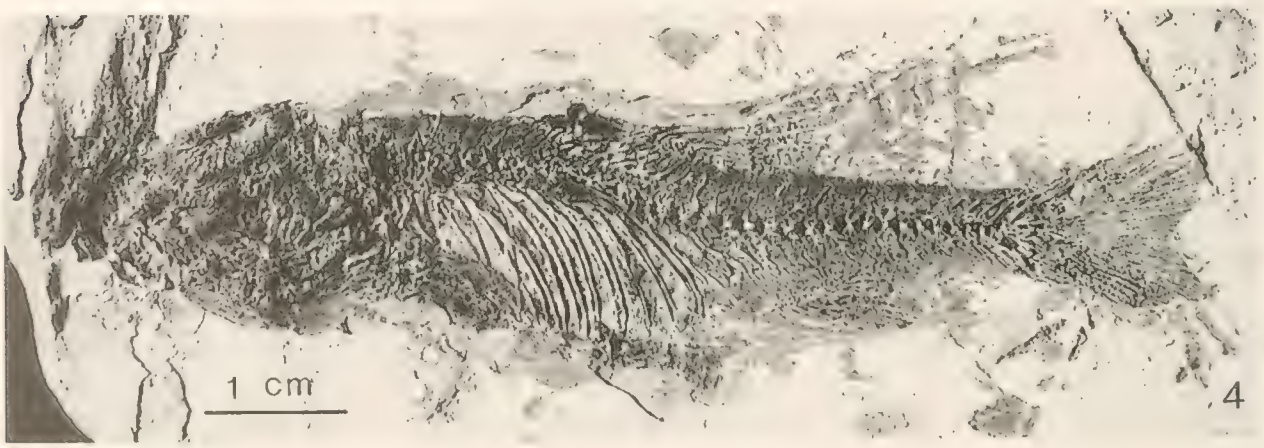
Tafel 4

Tinca cf. *furcata* Agassiz 1839, Untermiozän-Mittelmiozän, Alpagut-Dodurga, Çorum, Inv.-Nr. BSP 1980 X 972.

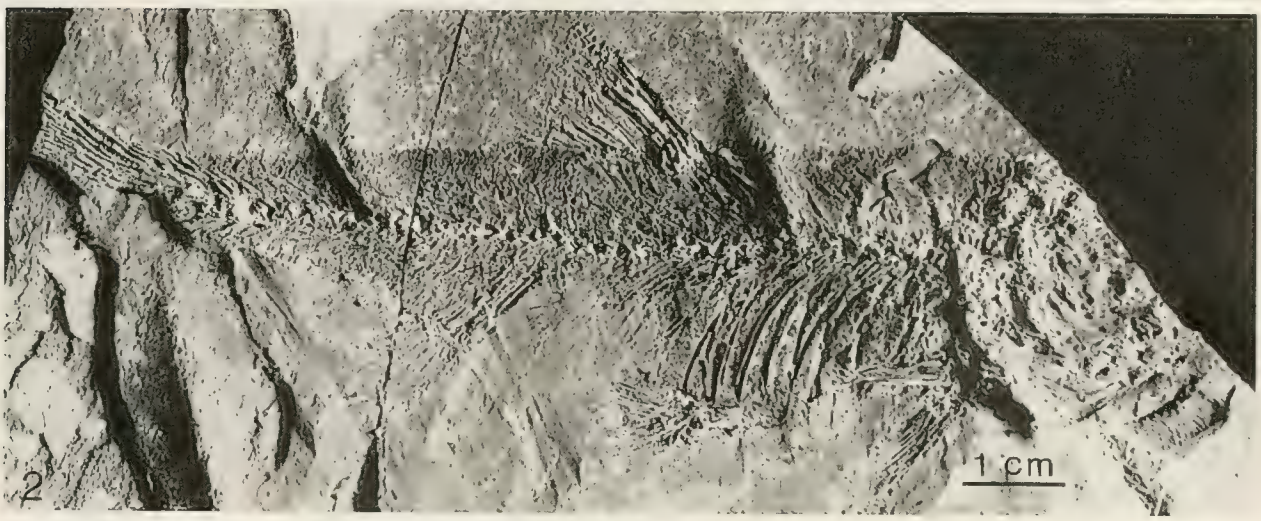

1 cm
1


1 cm
2

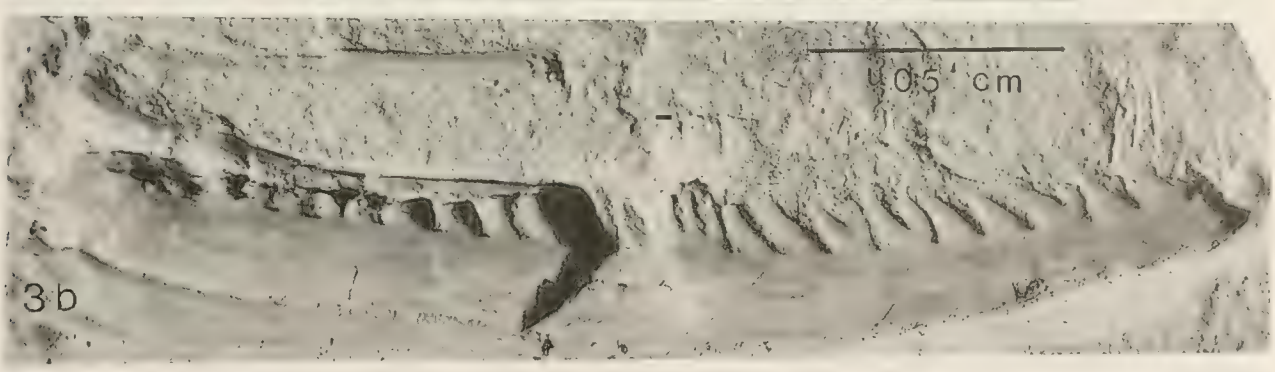

1 cm
3


1 cm
4

1
1 cm


2
1 cm

3a
1 cm


0,5 cm
3b

1a
1 cm

0,5 cm
1b

2a
1 cm

0,5 cm
2b

1cm
1

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	183–186	München, 15. 12. 1998

Die miozäne[1] Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 15[2]. Jüngster Nachweis des Schuppentieres *Necromanis* (Pholidota, Mammalia) in Deutschland

Von Volker Fahlbusch, München[3]

Mit 1 Abbildung

Kurzfassung

Der erste Fund einer nicht ganz vollständigen Endphalange eines Schuppentieres (Pholidota) aus der reichen Wirbeltierfauna von Sandelzhausen (Obere Süßwassermolasse Bayerns, Untermiozän, MN 5) kann nach Größe und Morphologie der Gattung *Necromanis* zugeordnet werden. Sie ist Vergleichsobjekten aus Wintershof-West (MN 3) und Vieux Collonges (MN 5) sehr ähnlich. Eine Zuordnung zu Hand oder Fuß ist ebenso unmöglich wie zu einem bestimmten Hand-/Zehenstrahl. Es handelt sich um das jüngste Vorkommen von Schuppentieren im Jungtertiär Süddeutschlands.

Abstract

The first record of an isolated distal phalanx of a fossil pangolin (Pholidota) is reported from the rich vertebrate locality of Sandelzhausen (Upper Freshwater Molasse, Bavaria, MN 5). The somewhat fragmentary claw is similar in size and morphology to specimens from Wintershof-West (MN 3) and Vieux Collonges (MN 5). It is to be determined as *Necromanis* sp. Whether it belongs to hand or foot is unknown as well as the number of the finger/toe. It is the youngest record of Pholidota from the Miocene of Southern Germany.

Einleitung

Reste von Vertretern der Schuppentiere (Pholidota) gehören allgemein zu den großen Seltenheiten in Faunen fossiler Säugetiere. Zwar sind aus dem Eozän, Oligozän und Miozän Europas von mehreren Lokalitäten solche Funde gemeldet worden, aber außer dem vollständigen *Eomanis*-Skelett aus Messel (Storch 1978; nebst Hornschuppen derselben Art,

[1] Da die zeitliche Zuordnung der Fauna von Sandelzhausen zum Mittelmiozän nicht mehr den neuen Erkenntnissen entspricht (Heissig 1997: 539), wurde im Haupttitel dieser Publikationsreihe „mittelmiozän" in „miozän" geändert.

[2] Nr. 14: Witt, W. (1998): Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 14. Ostracoden. - Dieses Heft, S. 135.

[3] Prof. Dr. V. Fahlbusch, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München.

KOENIGSWALD, RICHTER & STORCH 1981) und dem *Necromanis*-Teilskelett aus dem Aquitan von Saulcet (KOENIGSWALD & MARTIN 1990) handelt es sich stets um einzelne oder wenige isolierte Knochen. Detaillierte Beschreibungen von Krallen fehlen bisher. Umso wichtiger ist es, jeden neuen Fund bekannt zu machen, auch wenn es sich um spärliche Reste handelt. Daher ist es gerechtfertigt, den Fund einer Endphalange eines Schuppentieres aus der reichen Wirbeltierfauna von Sandelzhausen kurz vorzustellen. Es ist der erste und bisher einzige Fund eines Pholidoten, der unter den mehr als 30 000 paläontologisch verwertbaren Wirbeltierresten dieser Lokalität bekannt wurde. Schon dieser Umstand unterstreicht die relative Seltenheit von Schuppentierresten in einer sonst durchaus reichhaltigen Säugetierfauna.

Die nicht ganz vollständige Kralle (Endphalange; Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München: BSP 1959 II 5528; Abb. 1) wurde in den Rückständen der Schlämmproben gefunden, die im Laufe der Grabung 1996 auf dem Grabungsgebiet des Neubaugeländes entnommen (FAHLBUSCH et al. 1997: 24) und 1997 in der Ziegeleigrube Mainburg-Puttenhausen geschlämmt wurden (FAHLBUSCH et al. 1998: 57). Die Proben gehören alle den Unteren Geröllmergeln an und entsprechen der Schicht B nach FAHLBUSCH et al. (1972: 335, Abb. 1).

Beschreibung und Vergleiche

Die annähernd symmetrisch gestaltete Kralle (Abb. 1 a-b) zeigt an der Distal-und Dorsalseite die für fossile Pholidota wiederholt beschriebene typische tiefe Spaltung. Da die Distalenden beider Spitzen abgebrochen sind, kann die Gesamtlänge mit ca. 12 mm nur geschätzt werden. Auf der Dorsalseite erstreckt sich die Spaltung bis über die Mitte hinaus nach proximal, plantar bzw. volar etwa über ein Drittel. Beide Seiten der Kralle sind gegen den Spalt hin scharf gekantet. Auf der rechten Seite der Spaltkralle befindet sich nahe dem abgebrochenen Vorderende ein deutliches Foramen (Abb. 1 a). Im proximalen Drittel liegt an beiden Seiten eine längliche, tiefe, nach distal schräg dorsalwärts gerichtete Grube (Abb. 1 c). Plantar bzw. volar sind hinter der Mitte zwei etwa spiegelbildlich angeordnete, annähernd runde, sehr flache Mulden ausgebildet. Dahinter liegt eine weitere, gerundet-dreieckige Mulde, die bis zur großen proximalen Gelenkfläche reicht. Alle drei dienten vermutlich der Anheftung kräftiger Bänder. Die Proximalseite der Kralle wird von der großen, mäßig konkav gekrümmten Gelenkfacette gebildet, deren dorsale Begrenzung leider fehlt, so daß die Stärke des proximalen Überhangs über die 2. Phalange nicht genau bekannt ist. In der Mitte der Gelenkfacette befindet sich eine schwach erhabene, nicht sehr markante Führungsleiste.

Meßwerte (in Millimetern) der Krallen von *Necromanis* sp. aus Sandelzhausen und Wintershof-West (Werte in Klammern sind geschätzt):

	Länge max.	Länge plantar	Breite max.	Breite im hint. Drittel	vordere Breite.	Höhe max.
Sandelzhausen (1959 II 5528)	(ca. 12)	(ca. 11)	(ca. 5)	3,7	4,6	5,1
Wintersh.-West (1937 II 19597)	11,5	9,4	5,1	3,9	4,2	4,4
Wintersh.-West (1937 II 19596)	15,0	13,0	7,2	5,9	6,1	5,8

In der Größe wie auch in morphologischen Details sind die bei v.KOENIGSWALD & MARTIN (1990: Fig. 15-18) abgebildeten Endphalangen von *Necromanis franconica* durchaus ähnlich gestaltet. Angesichts der Schwankungen in der Größe der Phalangen bei dem Individuum von

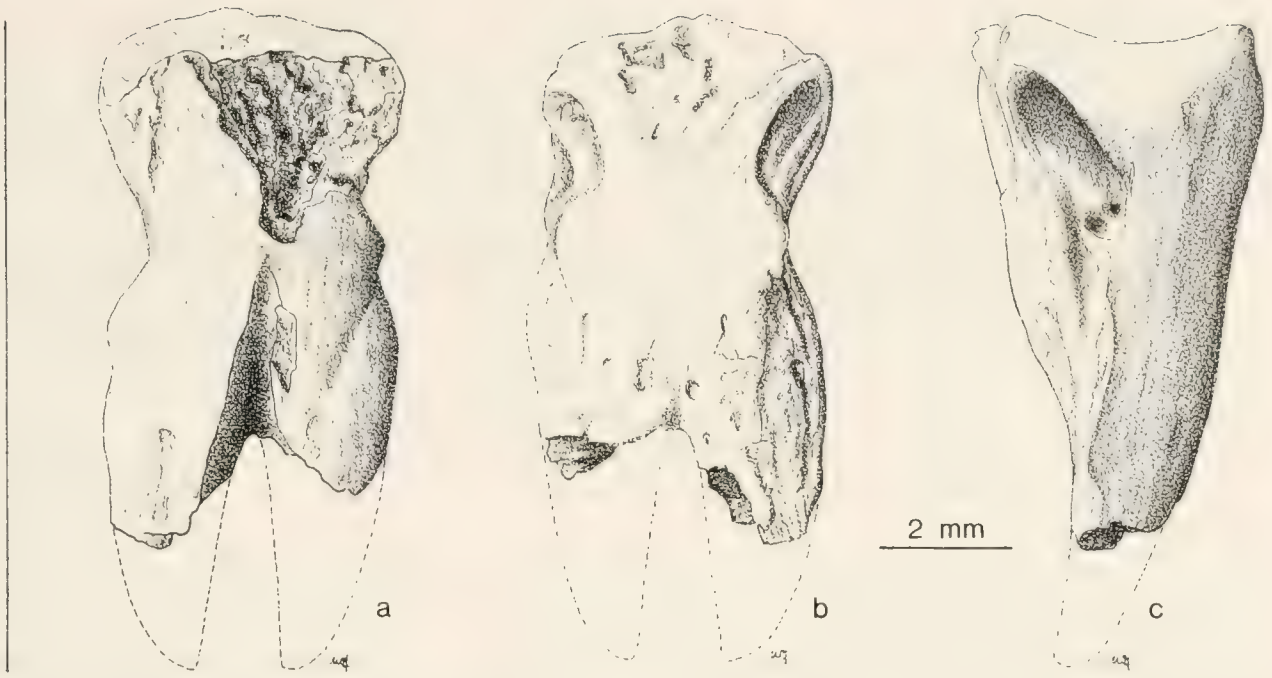


Abb. 1: *Necromanis* sp. aus dem Unter-Miozän (MN 5) von Sandelzhausen, Bayern. Endphalange (Kralle). a: von dorsal, b: von plantar bzw. volar, c: von der rechten Seite. - Zeichnung: Dr. U. B. GÖHLICH.

Saulcet warnen die Autoren zu Recht vor einer artlichen Zuordnung isolierter Krallen. Auch die beiden bei v.KOENIGSWALD (1969: 69, Abb. 8-9) abgebildeten Endphalangen aus dem Untermiozän (MN 3) von Wintershof-West (1937 II 19596-19597) sind dem Sandelzhausener Stück bis in Einzelheiten vergleichbar, insbesondere das größere der beiden Exemplare (1937 II 19596). In den Maßen entspricht unser Stück eher dem kleineren der Wintershofer Stücke (1937 II 19597).

Für Wintershof-West konnte v.KOENIGSWALD (1969) das Vorkommen zweier, in der Größe verschiedener Arten von *Necromanis* nachweisen: *N. franconica* und *N. parva*. Eine Zuordnung der oben genannten, hier zum Vergleich benutzten beiden Krallen zu den zwei Arten war v.KOENIGSWALD nicht möglich, weshalb er sie als *Necromanis* sp. bestimmte. Von den weiteren drei Krallen aus Wintershof-West (1937 II 19598-19600) sind zwei kleiner und deutlich schmäler, die dritte für einen genaueren Vergleich zu stark abgerollt. Die von MEIN (1958) aus dem Untermiozän (MN 5) von Vieux Collonges abgebildete und ebenfalls mit den Wintershofer Stücken verglichene Kralle dürfte größenmäßig wie morphologisch derjenigen aus Sandelzhausen entsprechen.

Da die Endphalangen der einzelnen Finger- und Zehenstrahlen in der Größe gewisse Unterschiede zeigen und zudem im Unter- und Mittelmiozän bisher mindestens zwei unterschiedlich große *Necromanis*-Arten bekannt wurden, kann eine artliche Zuordnung nicht vorgenommen werden, auch nicht eine Bestimmung zu einem bestimmten Hand- oder Zehenstrahl. Aufgrund der grundsätzlichen Übereinstimmung in der Größe wie der Morphologie mit den bisher beschriebenen Resten von *Necromanis* besteht kein Zweifel daran, daß es sich bei der Endphalange aus Sandelzhausen um eine nicht genauer bestimmbare Art von *Necromanis* handelt.

Die in bisherigen Arbeiten (u.a. FAHLBUSCH et al. 1974) dem Mittel-Miozän (MN 6) zugeordnete Wirbeltierfauna von Sandelzhausen konnte nach neueren, eingehenden Untersuchungen von HEISSIG (1997: 539) in das höhere Unter-Miozän (MN 5) eingestuft werden. Damit ist das Vorkommen von Pholidotenresten in Sandelzhausen nicht nur das erste aus dem Bereich der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands, sondern auch das jüngste aus Deutschland. Noch jüngere, sichere Belege von Pholidota in Europa sind diejenigen aus La Grive (VIRET 1951).

Literatur

Fahlbusch, V., Gall, H. & Schmidt-Kittler, N. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt - Probleme der Genese und Ökologie. - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1972**: 331-343, 1 Abb.; Stuttgart.

Fahlbusch, V., Gall, H. & Schmidt-Kittler, N. (1974): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970-73, Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 103-128, 4 Abb.; München.

Fahlbusch, V., Heissig, K., Liebreich, R., Rössner, G. & Werner, W. (1998): Neues aus Sandelzhausen. Die Grabung 1997. - Jber. 1997 Mitt. Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **26**: 50-62, 7 Abb.; München.

Fahlbusch, V. & Liebreich, R. (1996): Hasenhirsch und Hundebär. Chronik der tertiären Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg. - 40 S., 43 Abb.; ISBN 3-931516-07-5; München (Verlag Dr. F. Pfeil)

Fahlbusch, V., Liebreich, R. & Werner, W. (1997): Hasenhirsch und Hundebär. Die Grabung Sandelzhausen '96 im Rückblick. - Jber. 1996 Mitt. Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 24-38, 12 Abb.; München.

Heissig, K. (1997): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the upper freshwater molasse of Bavaria. - In Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. (eds): Actes du Congrès BiochroM '97. - Mém. Trav., E.P.H.E., Inst. Montpellier, **21**: 537-546, 3 tab.; Montpellier.

Koenigswald, W.v. (1969): Die Maniden (Pholidota, Mamm.) des europäischen Tertiärs. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9**: 61-71, 9 Abb.; München.

Koenigswald, W.v. & Martin, T. (1990): Ein Skelett von *Necromanis franconica*, einem Schuppentier (Pholidota, Mammalia) aus dem Aquitan von Saulcet im Allier-Becken (Frankreich). - Eclogae geol. Helv., **83**: 845-864, 25 Abb.; Basel.

Koenigswald, W.v., Richter, G. & Storch, G. (1981): Nachweis von Hornschuppen bei *Eomanis waldi* aus der „Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Pholidota). - Senckenbergiana lethaea, **61**: 291-298, 4 Abb.; Frankfurt am Main.

Mein, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. - Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon, **5**: 1-122, 172 Abb.; Lyon.

Storch, G. (1978): *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Pholidota). - Senckenbergiana lethaea, **59**: 503-529, 5 Abb., 5 Taf.; Frankfurt am Main.

Viret, J. (1951): Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère). Prémière partie: Chiroptères, carnivores, édentés pholidotes. - Nouv. Arch. Mus. hist. natur. Lyon, **3**: 3-104,23 fig., 4 tabl.; Lyon.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	187–207	München, 15. 12. 1998

Gerbillidae from the Miocene and Pliocene of Europe

By Wilma Wessels*)

With 4 figures, 3 plates, 2 tables and 2 appendixes

Abstract

In this paper the distribution of Miocene and Pliocene Gerbillidae in Europe is described. It appears that only a few species of this family were present for only a short period of time (Upper Miocene-Lower Pliocene). The European Gerbillidae are related to forms from North Africa and Asia Minor and are thought to have immigrated in, at least, two waves during the Upper Miocene and Lower Pliocene into Europe.

Kurzfassung

In dieser Arbeit wird die Verbreitung von miozänen und pliozänen Gerbillidae in Europa besprochen. Nur wenige Arten dieser Familie traten für einen kurze Zeitraum auf. Die europäischen Gerbillidae sind mit nordafrikanischen und kleinasiatischen Arten verwandt. Es wird angenommen, daß sie in mindestens zwei Wellen während des Obermiozäns und Unterpliozäns nach Europa eingewandert sind.

Introduction

Only a few Gerbillidae species from the Miocene of Europe are recorded in the literature until now. The family seems to be of minor importance in the Miocene fauna's of Europe and moreover most of these genera and species were present for only a short time (appendix 1). However the species found in the European Miocene are part of a complex story of evolutionary history, with migrations, dispersions, extinctions and many uncertain origins.

First a general overview of the family is given, followed by a short introduction into the taxonomy, after which, in more detail, an overview of the three subfamilies is given with emphasis on fossil occurrences (only cheek teeth) especially those from Europe. Possible migration routes during and after the Messinian used by the European Gerbillidae are given at the end of this chapter.

* Wilma Wessels, Dept. of Geology, Institute for Earth Sciences, Budapestlaan 4, 3508 TA Utrecht, the Netherlands

The Family Gerbillidae

The family Gerbillidae[1] (Table I) is represented by 16 extant genera and many species which occur mainly in (semi-)desert environments in Africa, the Arabian Peninsula and Asia. Extant Gerbillidae are not known from Europe. Some species are very well known because they are popular as pets (Internet: Gerbil Information Page) or used for laboratory research (*Meriones unguiculatus*) or are considered to be a plague, damaging and destroying crops and undermining irrigation works by their intensive burrowing and spreading diseases (*Tatera, Rhombomys*) (PRAKASH, 1975; NOWAK, 1991). Gerbillidae make simple or complex burrow systems for protecting their offspring or creating shelters against the dry and hot climate. Most of them are granivorous and some also insectivorous (PRAKASH, 1975; MUSSER & CARLETON, 1991; NOWAK, 1991). Gerbillidae are modified for terrestrial plains or desert life, they have a tendency for the hind limbs to be lengthened and the tail is normally fully haired. The cheek teeth are extremely hypsodont in progressive species, with continuously growing teeth in very specialised forms (*Rhombomys*). The cusps form transverse laminae which are separated by inner and outer folds (sinuses and sinusids). In primitive forms the teeth are not always separated into laminae (and are cuspidate), the sinuses are weaker and each lamina bears clear traces of two cusps (except the anterocone which has only one cusp). The M^3 is reduced (absent in *Desmodilliscus*), often cylindriform. The posterior lamina on M_3 is usually absent. The incisors may have a single groove, a faint double groove or be smooth. The outer enamel layers of the incisors are relative thin compared to other muroids (ELLERMAN, 1941; MUSSER & CARLETON, 1991).

The family is divided into the subfamilies Myocricetodontinae, Taterillinae and Gerbillinae.

Taxonomy

Several papers concerning research on extant and fossil members of the Gerbillidae are listed in MUSSER & CARLETON (1991), many authors studied cytogenetic-, chromosomal-, biochemical-, anatomical-, physiological-, and fossil data.; a few examples are LAY (1972), TONG (1989) and BENAZZOU et al. (1984). These studies resulted in several taxonomical classifications of the Gerbillidae, between which large differences exist in the number of extant species (88-110), subspecies, subgenera or subfamilies (ELLERMAN, 1941; CHALINE et al., 1977; TONG, 1989; PAVLINOV et al., 1990; MUSSER & CARLETON, 1991; NOWAK, 1991). TONG (1989, page 110) concluded after combining the results of several research methods that a comprehensive taxonomical division of the Gerbillidae is impossible, but that the results illustrate the diverse patterns in the evolution of several characters.

In this paper we mainly deal with fossil material which largely consists of cheek teeth. The classification used in Table I[2] is therefore a classification in which morphology of the skull and cheek teeth are main elements. The classification of extant Gerbillinae from ELLERMAN (1941), who gives clear and consistent descriptions of extant genera and species, is extended with information on fossil Gerbillinae from a.o. CHALINE et al. (1977), TONG (1989) and WESSELS (1996).

---

[1] The ancestral group of this family lies probably in the Myocricetodontinae, therefore the family name should be Myocricetodontidae (WESSELS, 1996). But according to the International Code of Zoological Nomenclature the family name has to be Gerbillidae in agreement to the principle of priority.

[2] *Epimeriones* DAXNER-HÖCK (1972) (from the Miocene and/or Pliocene of Central Europe and Spain) is not included in the Gerbillidae (see DE WEERD et al., 1977; TONG, 1989).

Table I: The family Gerbillidae

Subfamily **Myocricetodontinae** Lavocat 1961

Mystromys[3] Wagner 1841
Calomyscus[3] Thomas 1905
Myocricetodon[2] Lavocat 1952
Zramys[2] Jaeger, Michaux & David 1973
Dakkamys[2] Jaeger 1977a
Mellalomys[2] Jaeger 1977a
Shamalina[2] Whybrow et al. 1982
Punjabemys[2] Lindsay 1988
Aïssamys[2] Coiffait 1991
Sindemys[2] Wessels 1996

Subfamily **Taterillinae** Chaline, Mein & Petter 1977

Tatera[3] Lataste 1882
Taterillus[3] Thomas 1910b
Gerbillurus[3] Shortridge 1942
Protatera[2] Jaeger 1977b
Abudhabia[2] de Bruijn & Whybrow 1994

Subfamily **Gerbillinae** Alston 1876

Gerbillus[3] Desmarest 1804
Meriones[3] Illiger 1811
Psammomys[3] Cretzchmar 1828
Pseudomeriones[2] Schaub 1934
Rhombomys[3] Wagner 1841
Pachyuromys[1] Lataste 1880
Ammodillus[1] Thomas 1904
Desmodillus[1] Thomas & Schwann 1904
Microdillus[1] Thomas 1910a
Desmodilliscus[1] Wettstein 1917
Brachiones[1] Thomas 1925
Sekeetamys[1] Ellerman 1947
Mascaromys[2] Tong 1986
Eulmus[2] Ameur 1991
Debruijnimys[2] Castillo & Agusti 1996

[1] only extant
[2] only fossil
[3] extant and fossil

The most important characteristics for differentiating the genera in Ellerman (1941) are based on cranial- and cheek teeth characters as well as length and shape of the tail. For the skull and mandible these are: mandible with or without a coronoid process; size of mastoids and bullae; size and shape of the palatal foramina; size and shape of the zygomatic plate and shape of the skull (size of the frontals, size and shape of the rostrum). For the cheek teeth these are: ever growing or with roots; upper incisors: plain or grooved; hypsodont or bunodont; laminae with or without the original cusps; prismatic laminae; absence/presence of a third lower molar and absence/presence of a longitudinal crest.

A schematic overview of the characteristics of the extant and fossil Gerbillidae genera can be found in Tong (1989). Since then more fossil genera have been described. Table II gives

characteristics of the genera known from Miocene and/or Pliocene localities. Only cheek teeth characters are used, since these are usually the only fossil material available.

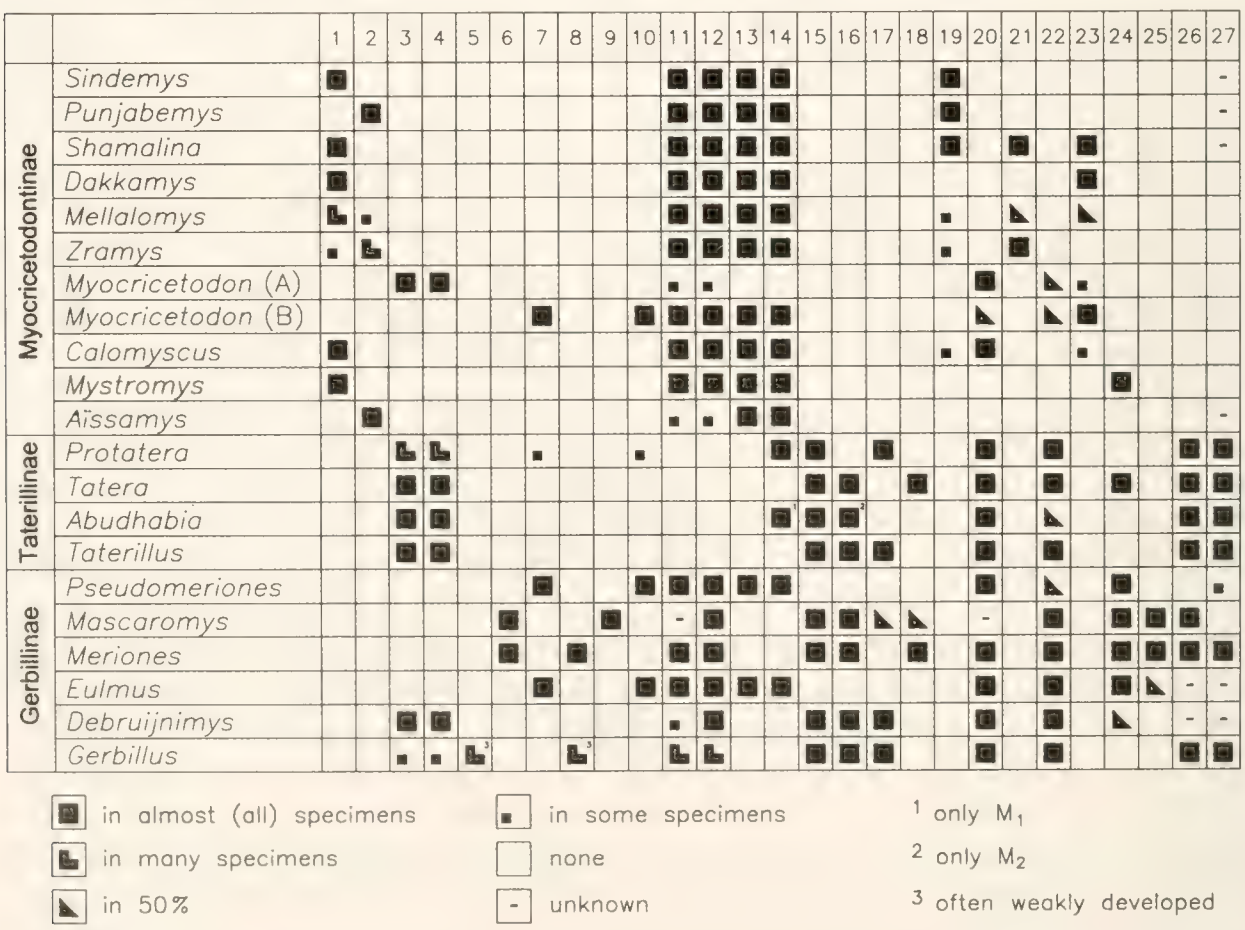
Characterisation of cheek teeth-elements on subfamily level

Myocricetodontinae	Taterillinae	Gerbillinae
presence of a 'normal' or 'new' longitudinal crest in most	strong reduction or absence of a longitudinal crest	development of a 'new' longitudinal crest
alternating cusps	cusps in rows (laminae)	alternating cusps and/or cusps in rows (laminae)
cingula usually present	reduction of the cingula	reduction of the cingula
M_3 still has 2 'lobes'	strong reduction of M^3 and M_3	strong reduction of M^3 and M_3
accessory cusp(s) on lingual edge M^1		

Subfamily Myocricetodontinae

Myocricetodontinae are mainly known from the fossil record, its only extant members are *Calomyscus bailwardi* and *Mystromys albicaudatus*. The oldest Myocricetodontinae described until now is *Sindemys*[3] from the upper Lower Miocene of Pakistan (WESSELS, 1996). A primitive species still with a „normal" longitudinal crest and a mesoloph(id). A more primitive, but yet

Table II: Characteristics of Miocene and Pliocene Gerbillidae genera



[3] *Primus* (Murree FM, Early Miocene of Pakistan, DE BRUIJN et al., 1981) is possibly a member of the Myocricetodontinae, but more material and research is needed on this genus to determine its family rank.

undescribed, myocricetodontine is known from Keşeköy (MN3, Turkey). In the Middle Miocene several Myocricetodontinae genera appeared (WESSELS, 1996). Some genera had a large geographical and stratigraphical distribution, for example *Myocricetodon* was present (Fig.1) for a long timespan in Pakistan (Sehwan and Potwar Plateau), North Africa (The Maghreb) and Namibia (Otavi Mountains) and for a short period of time in Turkey (Yeni Eskihisar), Kenya (Fort Ternan), Spain (Almenara-M) and France (La Tour). Not only *Myocricetodon* shows a wide geographical range of occurrences, *Mellalomys* and *Dakkamys* appear in Middle and Upper Miocene deposits of Pakistan, North Africa and probably Namibia (South Africa). Other Myocricetodontinae genera were successful (long time span) but did not migrate to other areas: *Zramys* is only known from the Middle and Late Miocene of North Africa (Appendix II). At the end of the Miocene almost all Myocricetodontinae vanished from the fossil record (except *Calomyscus*) and by then the first members of the Taterillinae had appeared in North Africa.

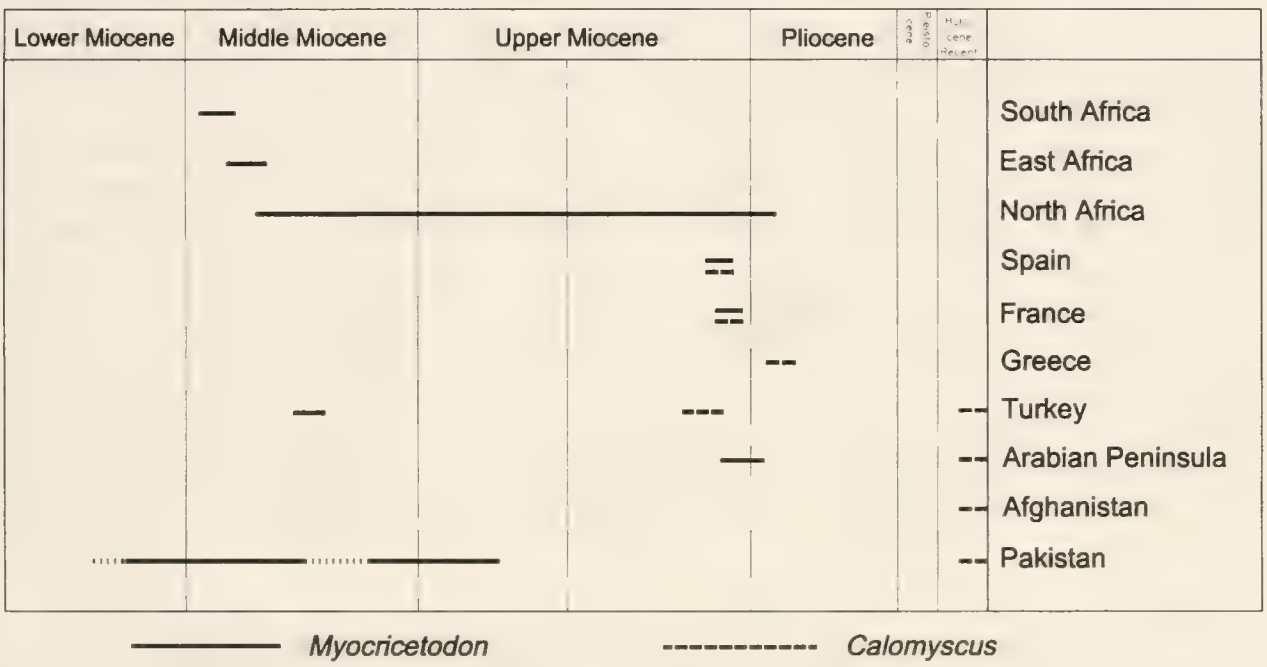


Figure 1: Distribution of Myocricetodontinae: *Myocricetodon* and *Calomyscus*

Longitudinal connections

1 - 'normal' longitudinal crest; 2 - 'normal' longitudinal crest but oblique; 3 - 'normal' longitudinal crest absent (upper molars); 4 - 'normal' longitudinal crest absent (lower molars); 5 - 'new' longitudinal crest, on labial or lingual edge (upper molars); 6 - 'new' longitudinal crest, in centre (upper molars); 7 - 'new' longitudinal crest, oblique (upper molars); 8 - 'new' longitudinal crest, on labial or lingual edge (lower molars); 9 - 'new' longitudinal crest, in centre (lower molars); 10 - 'new' longitudinal crest, oblique (lower molars)

11 - anterolophule (M^1) absent; 12 - anterolophulid (M_1) absent

Placement of the cusps

13 - alternating cusps (upper molars); 14 - alternating cusps (lower molars); 15 - transverse rows of cusps (upper molars); 16 - transverse rows of cusps (lower molars); 17 - strong laminae with cusps still clear; 18 - strong laminae, cusps incorperated

Divers characters

19 - mesoloph(id); 20 - simple anterocone; 21 - paraconus spur; 22 - (most) cingula reduced; 23 - accessory cusps; 24 - high crowned; 25 - M^3 one lobe; 26 - M_3 one lobe; 27 - upper incisors grooved

Myocricetodon is reported from four Upper Miocene South European localities: Salobreña (Plate 1, figs. 1, 2), Almenara-M and Pino Mojón in Spain and La Tour in Southern France. They resemble Moroccan *Myocricetodon* species from Afoud-5 and Lissasfa (GERAADS, 1998b) and probably migrated from Northern Africa into Spain during the Late Miocene.

Myocricetodon species can be divided into two groups (WESSELS, 1996). Group A includes all the species with a (almost) reduced 'normal' longitudinal crest, the tendency of arrangement of the cusps of the cheek teeth in transverse rows and the presence of the simple anterocone in M^1. *Myocricetodon* species from group A occur in north, east and south Africa, their morphology could be seen as being ancestral to the Gerbillinae and/or Taterillinae (JAEGER 1977, TONG & JAEGER, 1993). Species of *Myocricetodon* group B show a large geographical distribution area: Pakistan , east, north and south Africa, Turkey, the Arabian Peninsula and Spain. The origin and migration pattern of *Myocricetodon* is not clear. Undescribed specimens from Keşeköy (MN3, coll. Utrecht) of primitive Myocricetodontinae and from some localities from Namibia (coll. Mein) may give more information in the future.

Calomyscus (Plate 1) is considered to be a member of the Myocricetodontinae (AGUSTÍ, 1989). *Calomyscus* sp. is known from the Upper Miocene from Turkey (Süleimanlı; DE BRUIJN pers. comm.), *Calomyscus* cf. *minor* and *Calomyscus delicatus* from the Upper Miocene of Spain (Salobreña; AGUILAR et al., 1984), *Calomyscus* sp. from the Upper Miocene of France (La Tour; JAEGER & HARTENBERGER, 1989) and *Calomyscus minor* from the Lower Pliocene of Greece (Maritsa; DE BRUIJN et al., 1970). *Calomyscus bailwardi* is the only extant species. The main difference between all the *Calomyscus* species is size. *Calomyscus delicatus* is the smallest,

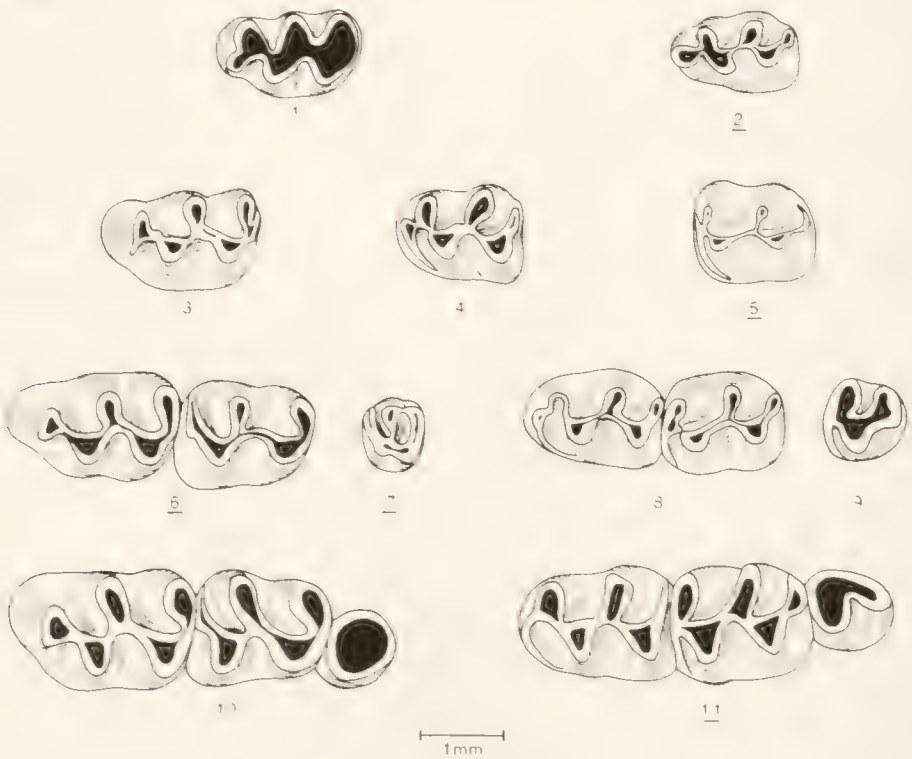


Plate 1: ***Myocricetodon*** sp. from Salobreña (Spain): fig. 1 M^1 sin (SAL114), fig. 2 M_1 dex (SAL115), AGUILAR et al., 1984.

Calomyscus delicatus from Salobreña (Spain): fig. 3 M^1 (SAL109, holotype), fig. 4 M_1 sin (SAL97), fig. 5 M_2 dex (SAL102), AGUILAR et al., 1984.

Calomyscus minor from Rhodos (Greece): fig. 6 M^{1-2} dex (no 786, holotype), fig. 7 M^3 dex (no 881), fig. 8 M_{1-2} sin (no 640), fig. 9 M_3 sin (no 728), DE BRUIJN et al.. 1970.

Calomyscus bailwardi (Recent): fig. 10 M^{1-3} sin (B.M.), fig. 11 M_{1-3} dex (B.M.), DE BRUIJN et al. 1970.

All specimens are figured as left cheek teeth; an underlined number denotes that the original is from the right side.

C. bailwardi the largest. The origin of *Calomyscus*, a myocricetodontine with a simple anterocone (M^1) and a 'normal' longitudinal crest, is unknown. Some (undescribed) Myocricetodontinae from the Middle Miocene of Namibia (MEIN, pers. comm.) show these characters, but whether a relation exists with *Calomyscus* is unclear. The occurrences of *Calomyscus* in Europe and their absence in Africa during the Miocene and Pliocene indicate an (West)Asiatic origin with a dispersal at the end of the Miocene to Europe and Asia Minor. At the present day *Calomyscus bailwardi* is known from Syria, Turkmenistan, Azerbaidzhan, Iran, Afghanistan and Pakistan. It inhabits elevated areas of 400-3500 metres altitude, between evergreen oaks in monsoonal areas as well as barren scorched hills (NOWAK, 1991).

Subfamily Taterillinae

The origin of the Taterillinae lies probably in a species with a morphology of *Myocricetodon* group A (TONG, 1989; DE BRUIJN & WHYBROW, 1994; WESSELS 1996), these are characterised by the absence (in most specimens) of the longitudinal crest, the tendency to arrange cusps of the cheek teeth in transverse rows and by the presence of a simple anterocone (M^1).

Two genera appear in the upper Miocene (Fig. 2): *Protatera*, who is considered to be the ancestor of *Tatera* (JAEGER, 1977b) and *Abudhabia* (Plate 2), who is a possible ancestral form to *Taterillus* (DE BRUIJN & WHYBROW, 1994).

Protatera algeriensis (Plate 2, figs. 1-6), the oldest Taterillinae described until now is considered to be the ancestral form to *Protatera almenarensis* (Plate 2, figs. 7-12) from the Spanish Upper Miocene localities Almenara-M and Salobreña (AGUSTÍ, 1991). The oldest *Tatera* has been reported from the Lower Pliocene locality of Langebaanweg, South Africa (HENDEY, 1981). Later *Tatera* occurrences have been reported from several Pliocene and Pleistocene localities from East and South Africa (Appendix II). Extant *Tatera* species are common in many regions in Africa. Only one species, *Tatera indicus*, occurs outside of Africa, from Syria to India and Sri Lanka. *Tatera* inhabits grasslands, sandy plains and savannahs, but also woodlands and cultivated areas.

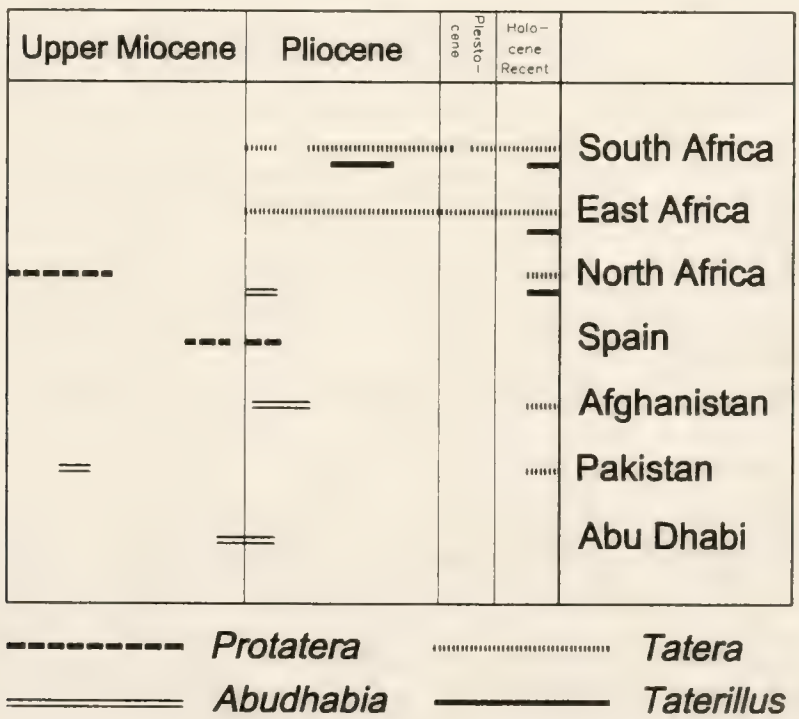


Figure 2: Distribution of Taterillinae: *Protatera*, *Tatera*, *Taterillus* and *Abudhabia*

Plate 2: ***Protatera algeriensis*** from Amama 2 (Algeria): fig.1 M^1 dex (A2-1, holotype), fig. 2 M^2 dex (A2-2), fig.3 M^3 dex (A2-3), fig.4 M_1 sin (A2-5), fig. 5 M_1 dex (a2-4), fig.6 M_3 dex (A2-7), JAEGER, 1977b.
Protatera almenarensis from Almenara (Spain): fig. 7 M^1 sin (ACS-M-11), fig.8 M^2 sin (ACS-M-42), fig. 9 M^3 dex (ACS-M-02), fig.10 M_1 dex (ACS-M-33), fig.11 M_2 dex (ACS-M-03), fig.12 M_3 dex (ACS-M-37), AGUSTÍ, 1990.
Abudhabia kabulense from Pul-e Charki (Afghanistan): fig.13 M^1 sin (AFG211, holotype), fig.14 M^2 sin (AFG226), fig.15 M^3 sin (AFG241), fig. 16 M_1 sin (AFG217), fig. 17 M_2 sin (AFG239), fig.18 M_3 sin (AFG246), SEN, 1983.
Abudhabia baynunensis from Abu Dhabi: fig. 19 M^1 sin (AAM572), fig. 20 M^2 sin (AAM574), fig.21 M^3 sin (AAM575), fig. 22 M_1 sin (AAM566, holotype), fig. 23 M_1 dex (AAM567), fig. 24 M_3 sin (AAM570), DE BRUIJN & WHYBROW, 1994.
All specimens are figured as left cheek teeth; an underlined number denotes that the original is from the right side.

Protatera sp. from Pliocene deposits of Ibiza Island (Spain, MOYÀ-SOLÀ et al., 1984) is morphologically similar to *Protatera almenarensis* but larger, it must have settled on this island during the Messinian salinity crisis and got subsequently isolated (AGUSTÍ, 1990).

The Gerbillidae indet. from Gorafe 1&4, Caravaca and Botardo C are close to *Protatera*, but more material is needed for an allocation. The taxonomical position of *Protatera davidi* (GERAADS, 1998b) from the Lower Pliocene of Morocco remains uncertain, GERAADS concludes that a new genus seems probable, but more information on Miocene and Pliocene Gerbillidae

is needed (an allocation to the Gerbillinae is a possibility because of the presence of clearly grooved upper incisors in this species).

Abudhabia is known from the Upper Miocene of Pakistan (*Abudhabia* sp.; FLYNN & JACOBS, in press) it represents the oldest occurrence of this genus, it is more primitive in morphology than *Abudhabia kabulensis* (Plate 2, fig 13-18) from the Pliocene of Afghanistan (SEN, in press). *Abudhabia baynunensis* (Plate 2, fig 19-24),from the Upper Miocene from Abu Dhabia (DE BRUIJN & WHYBROW, 1994; DE BRUIJN, in press), seems to be the most primitive form. The geographical distribution of *Abudhabia* (Fig. 2), with the inclusion of the Libyan „*Protatera yardangi*" is large (DE BRUIJN & WHYBROW, 1994).

Abudhabia can be seen as an ancestor for *Taterillus* (DE BRUIJN & WHYBROW, 1994). Fossil *Taterillus* specimens are reported from the Middle Pliocene of Botswana and Namibia (PICKFORD et al., 1992). Extant *Taterillus* occur only in Africa, they inhabit treeless plains, thorny scrub savannahs, and woodlands.

Subfamily Gerbillinae

The origin(s) of the Gerbillinae probably lies in myocricetodontines with a morphology as found in *Myocricetodon* group A species: with the reduction of the 'normal' longitudinal crest, without accessory cusps and with a simple anterocone. But it is not possible to indicate one specific group or species within the Myocricetodontinae as being ancestral to all Gerbillinae. AGUSTÍ (1991) indicates that the Gerbillinae are possible polyphyletic, the diverse genera of the Gerbillinae were probably derived from different Myocricetodontinae species.

The first Gerbillinae to occur, *Pseudomeriones* (Fig. 3), is reported from the Upper Miocene of Turkey and Afghanistan: *Pseudomeriones latidens* SEN 1998 (Plate 3, figs. 17, 18) (Sherullah and Molayan in Afghanistan; Karaözu and Kaleköy in Turkey). A slightly more evolved species, *Pseudomeriones abbreviatus* (Plate 3, figs 1-6) occurs slightly later in Dendil (Upper Miocene, Turkey). This species is also reported from the upper Miocene and Pliocene of China

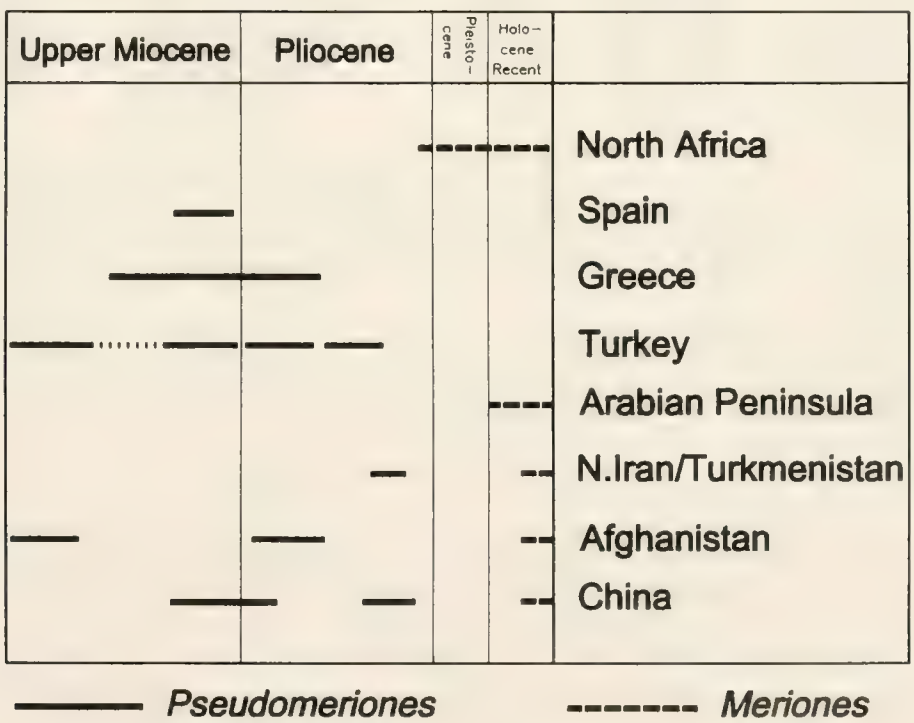


Figure 3: Distribution of Gerbillinae: *Pseudomeriones* and *Meriones*

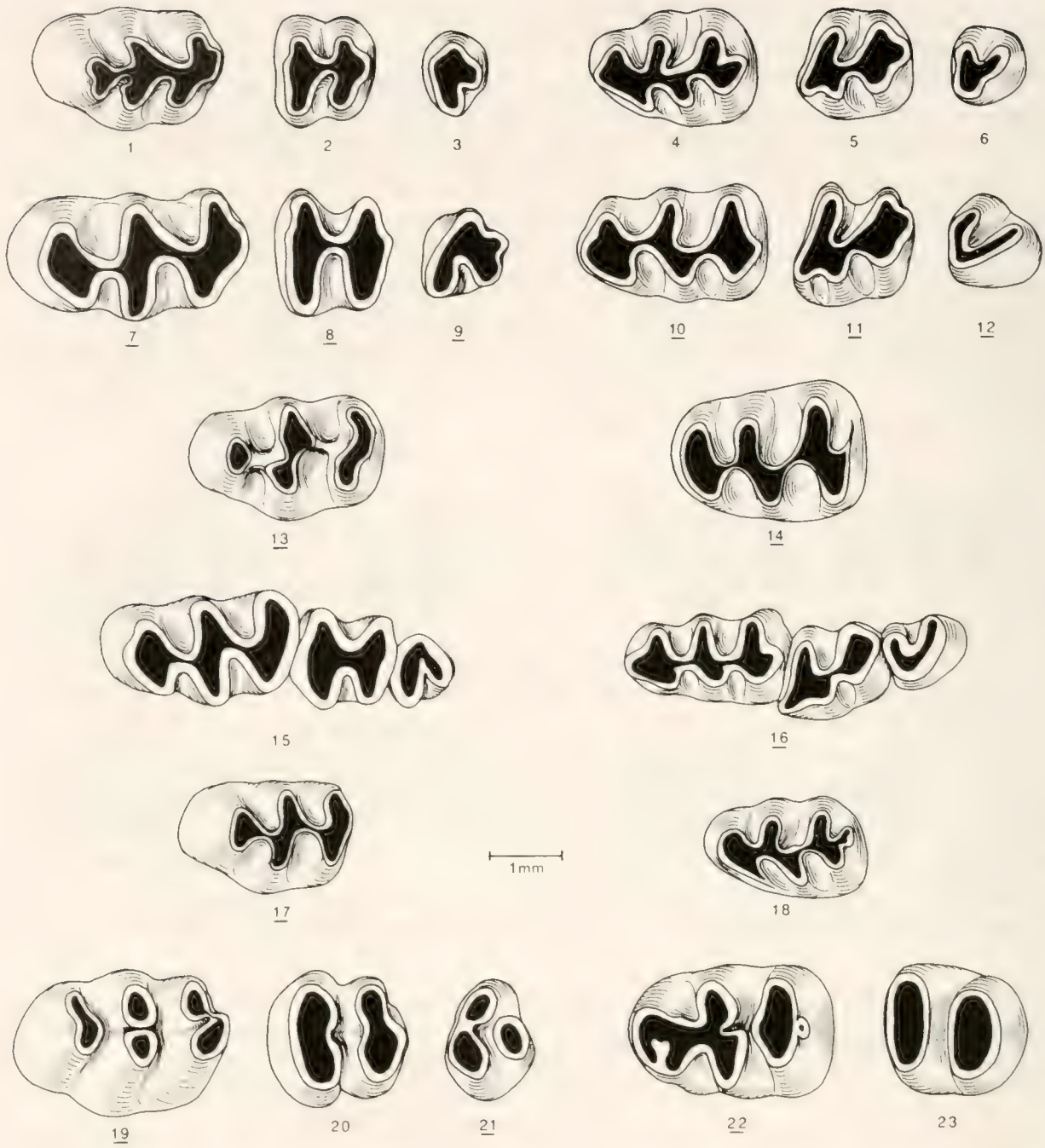


Plate 3: ***Pseudomeriones abbreviatus*** from Pul-e Charki (Afghanistan): fig. 1 M^1 sin (AFG253), fig. 2 M^2 sin (AFG286), fig. 3 M^3 sin (AFG343), fig. 4 M_1 sin (AFG370), fig. 5 M_2 sin (AFG370), fig. 6 M_3 sin (AFG383), SEN, 1983.
Pseudomeriones rhodius from Rhodos (Greece): fig.7 M^1 dex (192), fig.8 M^2 dex (171), fig.9 M^3 dex (211), fig.10 M_1 dex (164), fig.11 M_2 dex (167), fig.12 M_3 dex (187), DE BRUIJN et al., 1980.
Pseudomeriones pythagoresi from Samos (Greece): fig.13 M^1 dex (CM36284), fig. 14 M_1 dex (CM36305, holotype), BLACK et al., 1980.
Pseudomeriones tschaltensis from Çalta (Turkey): fig.15 M^{1-3} sin (ACA917), fig. 16 M_{1-2} dex (ACA974), SEN, 1977.
Pseudomeriones latidens from Molayan (Afghanistan): fig. 17 M^1dex, fig. 18 M_1 sin, SEN, 1983.
Debruijnimys julii from Asta Regia (Spain): fig. 19 M^1 dex, fig.20 M^2 sin, fig. 21 M^3 dex, fig. 22 M_1 dex (AR36, holotype), fig. 23 M_2 sin, CASTILLO & AGUSTÍ, 1996.
All specimens are figured as left cheek teeth; an underlined number denotes that the original is from the right side.

(Ertemte, Harr Obo), the Upper Miocene of Spain (Almenara-M) and the Lower Pliocene of Afghanistan (Pul-e Charki). Other *Pseudomeriones* species are *Pseudomeriones pythagorasi* (Plate 3, figs. 13-14) (Upper Miocene of Samos, Greece), *Pseudomeriones rhodius* (Plate 3, figs. 7-12) (Lower Pliocene of Maritsa, Rhodes, Ano Metochi and Monasteri, Greece), and *P. tchaltensis* (Plate 3, figs 15-16) (Upper Pliocene of Turkey). SEN (1983, 1998) and AGUSTÍ (1990) concluded that these species are very specialised and probably had a very limited geographical distribution.

All the *Pseudomeriones* species show a limited geographical and stratigraphical range of occurrence except *Pseudomeriones abbreviatus* which has the largest distribution. *P. latidens* seems to be the most primitive form of *Pseudomeriones* (SEN, in press). A possible evolutionary scenario for *Pseudomeriones* could be the transition of *P. latidens* into *P. abbreviatus* which migrated to China and Europe, where, in separated areas, it could develop into the more specialised forms.

Pseudomeriones is thought to be the ancestral form of *Mascaromys* (Uppermost Pliocene and lowest Pleistocene of North Africa) and *Meriones* (TONG, 1989). The oldest *Meriones* comes from the upper Pliocene of North Africa (Aïn Brimba, Tunisia) and the Pleistocene of North Africa (Maghreb). Extant *Meriones* occur mainly in Asia, the Arabian Peninsula and Northern Africa. *Meriones* species live in clay and sandy deserts, low plains, cultivated fields, grasslands and mountain valleys. They can adapt to a wide range of temperature and humidity.

Another member of the Gerbillinae, *Debruijnimys* (Fig.4 and Plate 3, figs 19-24), is recognised in Pliocene Spanish assemblages (Asta Regia, Bacochas 1, Alcoy, La Gloria 4). Before the gerbillines from Asta Regia (CASTILLO & AGUSTÍ, 1996) were found, the few gerbilline specimens from the Spanish Pliocene were seen as *Protatera* sp. or Gerbillidae indet. (AGUILAR et al., 1983; AGUSTÍ, 1991). The species from Asta Regia, *Debruijnimys julii*, has a longitudinal crest and are therefore not included in the Taterillinae. *Debruijnimys* sp. from Alcoy (Lower Pliocene) seems to be more primitive. CASTILLO & AGUSTÍ (1996) recognised this species also in the North African locality of Aïn Brimba (Upper Pliocene; Gerbillinae indet. TONG, 1989).

All other fossil Gerbillinae are found in Africa (Appendix II): *Gerbillus* in the Middle Pliocene of Botswana, the Upper Pliocene of North Africa (Marocco) and in the Pleistocene of North, East and South Africa. *Eulmus* occurs in the Middle Pliocene of North Africa and

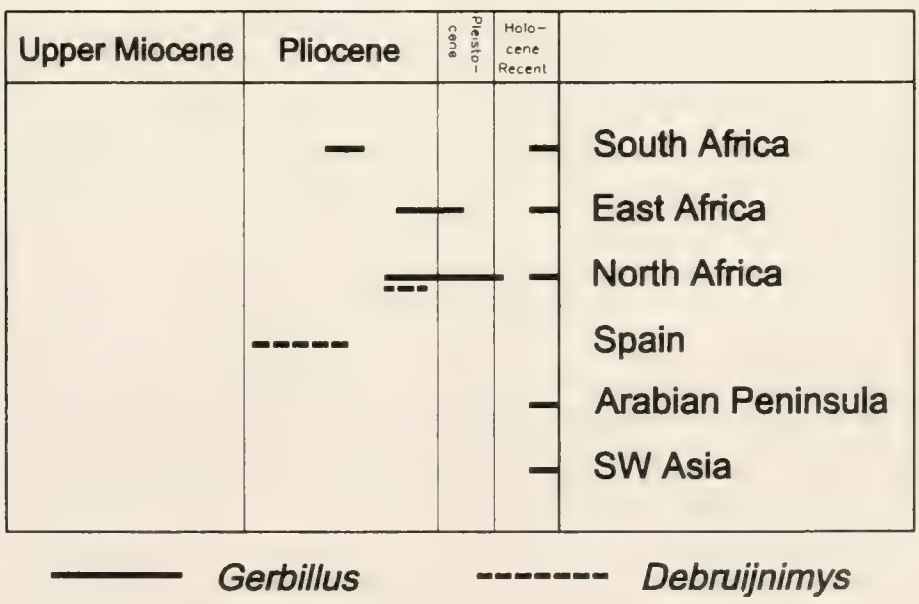


Figure 4: Distribution of Gerbillinae: *Gerbillus* and *Debruijnimys*

Psammomys occurs in the Late Pleistocene of Israel. In the Early Pleistocene of Asia *Rhombomys* is found. The status of '*Gerbillus*' from Celleneuve (France) remains unclear.

Gerbillus, the most prominent extant member of the Gerbillinae, has at least 38 species and occurs in dry biotopes of Africa, the Arabian Peninsula and SW Asia (Fig.4). The origin of *Gerbillus* is not yet understood, fossil *Gerbillus* species are known from Upper Pliocene and Pleistocene deposits from North Africa and Israel respectively. Extant *Psammomys* is found in the Northern Part of Africa and the Arabian Peninsula and inhabits dry country with sometimes only scant vegetation. *Rhombomys* inhabits sandy and clay deserts in the foothills of the mountains of Central Asia.

Migrations of the European Gerbillidae

In North Africa two phases of migration in the upper Miocene are recognised (Coiffait, 1991). Rodents with European affinities are found in the localities of Aïn Gueterra (Morocco, Brandy et al., 1980), La voie Fereé (Tunisia, Robinson et al., 1982), Argoub and Kemellal (Algeria, Coiffait, 1991) and Afoud (Marocco, Benammi, 1997).

The first phase is documented by the arrival of several European species: *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys*, *Ruscinomys* and *Prolagus michauxi*. The oldest locality (Afoud 1) is thought to be 6.1 Ma (Benammi et al., 1995), so European elements occur in North Africa well before the Messinian. The second phase is documented in the locality of Aïn Gueterra with the presence of *Cricetus barreri*, *Apodemus jeanteti* and *Eliomys truci*. This took place about the Mio-Pliocene transition.

A migration just before the Messinian from North Africa into Spain (Salobreña and Almenara-M; Agustí, 1991) is documented by *Myocricetodon* cf. *parvus*, *Protatera almenarensis*, *Protolophiomys* and *Dendromus*. The faunal exchange could have taken place through the Betic-Rif area, which formed a corridor between South-western Europe and Africa at the end of the Miocene (Benammi et al., 1995).

Pseudomeriones and *Calomyscus* are also considered to be immigrants into Spain, they occur in Spanish Miocene localities (Salobreña, Almenara-M) and *Calomyscus* also in France (La Tour). These taxa are known from the eastern part of the Mediterranean and probably migrated to western Europe by the northern Mediterranean exchange (Geraads, 1998a) to France and Spain.

The origin of *Debruijnimys* (Lower Pliocene of Spain, Alcoy) and Gerbillinae indet. in several other Spanish localities is unclear but a migration by the northern Mediterranean exchange seems probable (Agustí & Llenas, 1996; Geraads, 1998a).

In Greece *Pseudomeriones* and *Calomyscus* are both considered to be immigrants from eastern regions (Turkey, Afghanistan).

Acknowledgements

The plates and figures were made by W. Den Hartog, J. Luteyn and T. Van Hinte.

Drs. J. Agustí, D. Geraads, P. Mein and S. Sen are thanked for supplying valuable information. Dr. D.F. Mayhew corrected the English text. The support and the endless stream of information from Dr. Hans de Bruijn was indispensable.

References

Aguilar, J.-P., L.D. Brandy & L. Thaler (1984): Les rongeurs de Salobreña (sud de l'Espagne) et le problème de la migration Messinienne - Paléobiol. contin., **14**(2), 3-17.

Agustí, J. (1986): Synthèse biostratigraphique du Plio-Pleistocène de Guadix-Baza (province de Granada, Sud-Est de L'Espagne) - Géobios, **19**(4), 505-510.

Agustí, J. (1989): On the peculiar distribution of some muroid taxa in the Western Mediterranean - Boll. Soc. Paleont. Ital., **28**(2-3). 147-154.

Agustí, J. (1990): The Miocene rodent succession in eastern Spain: a zoogeographical appraisal. In: E.H. Lindsay et al. (Eds.). European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press New York, 375-404.

Agustí, J. (1991): Gerbillidés fossiles d'Europe occidentale. In: R. Chabaud (Ed.). Le Rongeur et l'Espace., Le Berre & Guelte, 177-182.

Agustí, J. & M. Llenas (1996): The Late Turolian muroid rodent succession in eastern Spain - Acta zool. Cracov., **39**(1): 47-56.

Alston, E. R. (1876): On the classification of the Order Glires - Proc. Zool. Soc. London, 61-98.

Ameur, A. (1979): Biochronologie des formations continentales du Néogène et du Quaternaire de l'Oranie. Contribution micromammifères. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Univ. Oran, 87 p..

Ameur-Chehbeur, A. (1991) Un nouveau genre de Gerbillidae (Rodentia, Mammalia) du Mio-Pliocene d'El Eulma, Algérie Orientale - Géobios, **24**, 509-512.

Avery, D.M. (1995): A preliminary assessment of the micro mammalian remains from Gladysvale Cave, South Africa - Palaeont. Afr., **32**, 1-10.

Benammi, M. (in press, 1997): Deux nouvelles espèces de rongeurs dans le Miocène moyen continental du Jebel Rhassoul (Moyen Moulouya, Maroc) - Géobios.

Benammi, M., B. Orth, M. Vianey-Liaud, Y. Chaimanee, V. Suteethorn, G. Feraud, J. Hernandez & J.J. Jaeger (1995): Micromammifères et biochronologie des formations néogènes du flanc sud du Haut-Atlas Marocain: implications biogéographiques, stratigraphiques et tectoniques - Africa Geoscience Review, Vol. **2**(2), 279-310.

Benazzou, F. & F. Zyadi (1984): Presence d'une variabilité biometrique chez *Gerbillus campestris* au Maroc (Rongeurs, Gerbillides) - Mammalia, **54**: 271-279.

Bernor, R.L.(1982): A preliminary assessment of the mammalian biochronology and zoogeographic relationships of Sahabi, Libya - Gar. Sci. Bull., 133-139.

Birman, A.S., V.I. Jegallo, L.M. Rastuetaiev, L.I. Kosaskiy & N.S. Chevireva (1971): Découverte de vertébrés pliocènes dans les dépôts molassiques du Kopet Dagh oriental (en russe) - Bjulleten Moskovskogo obscestva, Moskou, **46**(2), 99-107.

Black, C.C. & L. Krishtalka (1986): Rodents, Bats and Insectivores from the Plio-Pleistocene of sediments to the east of Lake Turkana, Kenya - Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles, **372**, 1-15.

Black, C.C, L. Krishtalka & N. Solounias (1980): Mammalian fossils of Samos and Pikermi. Part 1. The Turolian rodents and insectivores of Samos - Ann. Carnegie Mus., **49**, 359-378.

Brandy, L.D. (1979): Etude de Rongeurs muroïdés du Néogène supérieur et du Quaternaire d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Afghanistan. Évolution, biogéographie, corrélations. Thèse 3e. Cycle, Univ. Sc. Tech. Languedoc, 190 pp.

Brandy , L.D., M. Sabatier and J.J. Jaeger (1980): Implications phylogénétiques et biogéographiques des dernières découvertes de Muridae en Afghanistan, au Pakistan et en Éthiopie - Géobios, **13**(4), 639-643.

Brunet, M., J.P. Carbonnel, E. Heintz & S. Sen (1980): Première découverte de vertébrés dans les formations continentales de Pul-e Charki, bassin de Kabul, Afghanistan. Implications stratigraphiques - Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4e ser., **2**, sect. C (3), 277-285.

Bruijn, de H. (1974): The Ruscinian rodent succession in Southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlation of Europe and North Africa - Senckenberg. Leth., **55**(1/5), 435-443.

Bruijn, de H. (1989): Smaller mammals from the Upper Miocene and Lower Pliocene of the Strimon basin, Greece. Part 1. Rodentia and Lagomorpha - Boll. Soc. Paleont. Ital., **28**(2-3), 189-195.

Bruijn, de H. (in press): Additional information on the Late Miocene rodent fauna from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. Int. Conf. Fossil Vertebrates of Arabia.

Bruijn, H. de, M. Dawson & P. Mein (1970): Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). I, II and III - Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B **73**(5), 535-584.

Bruijn, H. de, S.T. Hussain & J.J.M. Leinders (1981): Fossil rodents from the Murree Formation near Banda daud Shah, Kohat, Pakistan - Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B **84** (1), 71-99.

Bruijn, de H. & P. Whybrow (1994): A Late Miocene rodent fauna from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B **97**(4), 407-422.

Carleton, M.D. & G.G. Musser (1984): Muroid rodents. In: Anderson, S. & J.K. Jones (Eds.): Orders and families of Recent Mammals of the World. John Wiley New York, 289-379.

Castillo, C. & Agustí, J. (1996): Early Pliocene rodents (Mammalia) from Asta Regia (Jerez basin, Southwestern Spain) - Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B**99** (1-2), 25-43.

Chaline, J., P. Mein & F. Petter (1977): Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea - Mammalia **41**, 245-252.

Coiffait-Martin, B.(1991): Contribution des Rongeurs du Neogene d'Algerie a la Biochronologie Mammalienne d'Afrique Nord-occidentale. Thèse Univ. Nancy-I, 389 p.

Cretzchmar (1828) - Rüpell Atlas, p. 56.

Daxner-Hock, G. (1972): Die Wirbeltierfauna aus dem Alt-Pliozän (Pont) vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich), IV: Gerbillinae (Rodentia, Mammalia) - Ann. Naturhist. Mus. Wien., **76**, pp. 143-160.

Denys, C. (1983): Les rongeurs du Pliocène de Laetoli (Tanzanie). Evolution, paléoécologie et paléobiogéographie. Approche qualitative et quantitative. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 492 p.

Denys, C. (1991): Un nouveau rongeur *Mystromys pocockei* sp. nov. (Cricetidae) du Pliocene inférieur de Langebaanweg (Région du Cap, Afrique du Sud) - C. R. Acad. Sci., ser 2, **313**, 1335-1341.

Desmarest (1804) - Nouv. Dict. Hist. Nat., **24**, Tab. Méth., p. 22.

Ellerman, J.R. (1941): The families and genera of living rodents. Vol II. Trustees of the British Museum (N.H.) London, 690 p.

Ellerman, J.R. (1947): A key to the Rodentia inhabiting India, Ceylon and Burma, based on collections in the British Museum - Journ. Mamm., **28**, 249-278; 357-387.

Fahlbusch, V., Qiu Zhuding & G. Storch (1983): Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Nei Mongol, China - Scient. Sin., ser. B, **26**(2), 205-224.

Flynn, L.J & L.L. Jacobs (in press): Late Miocene small mammal faunal dynamics: the crossroads of the Arabian Peninsula. Int. Conf. Fossil Vertebrates of Arabia.

Geraads, D. (1993): Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) - Géobios, **28**(1), 99-115.

Geraads, D. (1998a): Biogeographic relations of North African Pliocene rodents - Paleaogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **137**, 273-288

Geraads, D. (1998b): Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc) - Géobios, vol. **31**(2), 1998.

Haas, G. (1966): On the vertebrate fauna of the lower Pleistocene site Ubeidiya. Publication of the Israel Academy of Science and Humanities, Jerusalem, 68 p.

Heissig, K. (1982): Kleinsäuger aus einer obermiozänen (Vallesium) Karstfüllung Ägyptens - Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol. **22**, 97-101.

Hendey Q.B. (1981): Paleoecology of the Late Tertiary fossil occurrences in 'E'Quarry, Langebaanweg, South Africa, and a reinterpretation of their geological context - Ann. S. Afr. Mus., Cape Town, **84** (1), 1-104.

Illiger (1811): Prodr. Syst. Mamm.. Av., XVIII + 301pp., Berlin (Salfeld).

Jaeger, J.-J. (1977a): Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni Mellal - Palaeovertebrata, **7** (4), 91-125.

Jaeger, J.-J. (1977b): Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb - Palaeovertebrata, **8** (1), 1-164.

Jaeger, J.J. & J.L.Hartenberger (1989): Diversification and extinction patterns among Neogene perimediterranean mammalia - Phil. Trans. R. Soc. Lond., B **325**, 401-420.

Jaeger, J.-J., J. Michaux & B. David (1973): Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb - C.R. Acad. Sc. Paris, sér D, **277**, 2477-2480.

Lataste, F. (1880) - Le Naturaliste Paris, **I**, p.313.

Lataste, F. (1882): Mammifères nouveaux d'Algérie (suite) - Le Naturaliste, Paris, 107-109.

Lavocat, R. (1952): Sur une faune de mammifères Miocènes découverte à Beni-Mellal (Atlas Marocain) - C.R. Acad. Sc. Paris, **235**, 189-191.

LAVOCAT, R. (1965): In: LEAKEY L.S.B., Ed., Olduvai Gorge 1951-1961. Vol I: Fauna and Background, 17-18, Cambridge University Press, London.
LAVOCAT, R. (1961): Le gisement de vertebrés Miocène de Beni-Mellal (Maroc.) - Notes et Mémoires du service géol. Maroc., **155**, 52-67.
LAVOCAT, R. (1978): Rodentia and Lagomorpha. In: MAGLIO, V.J. & H.B.S. COOKE (Eds). Evolution of African Mammals. Harvard Univ. Press, Cambridge, 69-89.
LAY, D.M. (1972): The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents - J. Morphology, **138**(1), 41-120.
LI, C. W. WU & Z. QIU (1984): Chinese Neogene: subdivision and correlation - Vert. Palasiat., **22** (3), 163-178.
LINDSAY, E.H. (1988): Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji Village. Part I: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae - Palaeovertebrata, **18** (2), 95-154.
MEIN, P., E MOISSENET & R. ADROVER (1990): Biostratigraphie du Néogène supérieur du basin de Teruel - Paleont. Evol., **23**, 121-139.
MOYÀ-SOLÀ, S., J. AGUSTÍ & J. PONS (1984): The Mio-Pliocene insular faunas from the West Mediterranean origin and distribution factors - Paleobiol. Continent., **14**(2), 347-357.
MUNTHE, J. (1987): Small-mammal fossils from the Pliocene Sahabi Formation of Libya. In: N.T. BOAZ, A. EL-ARNAUTI, A. WAHID GAZIRY, J. DE HEINZELIN & D. DECHANT BOAZ (Eds). Neogene paleontology and geology of Sahabi. Liss, New York, 135-144.
MUSSER, G.G. & M.D. CARLETON (1993): Family Muridae. In: D.E. WILSON & D.M. REEDER (Eds). Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. 2d edition. Smithsonian Institution Press, 501-756.
NOWAK, R.M. (1991): Walker's Mammals of the world. Fifth edition. J. Hopkins Univ. Press, London, 1629 p.
PAVLINOV, I.YA, YU. A. DUBROVSKY, O.L. ROSSOLIMO & E.G. POTAPOVA (1990): (Gerbils of the world). Nauka, Moscow, 368 p.(in Russian).
PICKFORD, M. & P. MEIN (1988): The discovery of fossiliferous Plio-Pliesitocene cave fillings in Ngamiland, Botswana - C.R. Acad. Sci. Paris, **307**, Sér. II, 1681-1686.
PICKFORD, M., P. MEIN & B. SENUT (1992): Primate bearing Plio-Pleistocene cave deposits of Humpata, Southern Angola - Hum. Evol., **7**(1), 17-33.
POCOCK, T.N. (1987): Plio-Pleistocene fossil mammalian microfauna of southern Africa - a preliminary report including description of two new fossil Muroid genera (Mammalia: Rodentia) - Paleontologia Africana, **26**, 69-91.
PRAKASH, I. (1975): The population ecology of the rodents of the Rajasthan Desert, India. In: I. PRAKASH & P.K. GOSH (Eds.). Rodents in desert environments. Junk, the Hague, 75-116.
QUI, Z. (1988): Neogene micromammals of China. In: P. WHYTE (Ed.). The Palaeoenvironment of East Asia from the Mid-Tertiary. Proc. 2nd Conf. Centre Asian Stud., Univ. Hong Kong, 834-848.
ROBINSON, P., C.C. BLACK, L. KRISHTALKA & M. R. DAWSON (1982): Fossil small mammals from the Kechabta Formation, Northwestern Tunisia - Ann. Carnegie Mus., **51**(12), 231-249.
SABATIER, M. (1982): Les Rongeurs du site Pliocène à Homonidés de Hadar (Ethiopie) - Paleovertebrata, **12**(1), 1-56.
SCHAUB, S. (1934): Über einige fossile Simplicidentaten aus China und der Mongolei - Abh. Schweiz. Pal. Ges., **54**, 1- 40.
SEN, S. (1977): La faune de Rongeurs Pliocène de Çalta (Ankara, Turkey) - Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris (3), **465**, Sci. Terre, 61, 89-172.
SEN, S. (1983): Rongeurs et Lagomorphes du gisement Pliocène de Pul-e Charki, bassin de Kabul, Afghanistan - Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., 4 ser., section C (1), 33-74.
SEN, S. (in press): Rodents and Insectivores from the Late Miocene of Malayan in Afghanistan.
SENUT, B., M. PICKFORD, P. MEIN, G.CONROY & J. VAN COUVERING (1992): Discovery of 12 new Late Cainozoic fossiliferous sites in palaeokarsts of the Otavi Mountains, Namibia - C.R. Acad. Sci. Paris, **314**, Sér. II, 727-733.
SESÉ, C. (1989): Micromammíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada) - Trabajos Neogeno-Cuaternario, **11**, 185-213.
SHORTRIDGE, G.C. (1942): Field notes on the first and second expeditions to the Cape Museum's mammal survey of the Cape Province; with descriptions of some new subgenera and subspecies - Annals S. Afr. Mus., **36**, 27-100.

Sümengen, M., E. Ünay, G. Sarac, H. De Bruijn, I. Terlemez & M. Gürbüz (1990): New Neogene rodent assemblages from Anatolia (Turkey). In: E.H. Lindsay et al. (Eds.). European Neogene Mammal Chronology, Plenum Press, NY, 61-72.

Tchernov, E. & R. Chetboun (1984): A new genus of gerbillid rodent from the early Pleistocene of the Middle East - J. Vertebrate Paleont., 4(4), 559-569.

Teilhard du Jardin, P. (1926): Mammifères du Tertiaire de Chine et de Mongolie - Ann. Pal., Paris, **15**, 1-51.

Thomas, O. (1904) - Ann. Mag. Nat. Hist., 7(14), p.104.

Thomas, O. (1905) - Abstr. Proc. Zool. Soc. London, **24**, p. 23.

Thomas, O. (1910a): New African Mammals - Ann. Mag. Nat. Hist., 8(5), p. 197.

Thomas, O. (1910b): Notes on African rodents - Ann. Mag. Nat. Hist., 9(2), 227-234.

Thomas, O. (1925): On the mammals (other than Ruminants) collected by Captain Angus Buchanas during his second Saharan Expedition - Ann. Mag. Nat. Hist., 9(16), p. 548.

Thomas, O. & H. Schwann (1904): On a collection of mammals from the British Namaqualand, presented to the National Museum by Mr. C.D. Rudd - Proc. Zool. Soc. London, **1904**(1): 171-183.

Tobien, H. (1975): Rodentia und Lagomorpha aus dem Känozoikum der Türkei. In: Sickenberg et al.: Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogenstratigraphie - Geol. Jb, **15**, 121-124.

Tong, H. (1986): The Gerbillinae (Rodentia) from Tighennif (Pleistocene of Algeria) and their significance - Modern. Geol. London, **10**, 197-214.

Tong, H. (1989): Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord - Mém. Soc. Géol. France, **155**, 1-120.

Tong, H. & J.-J. Jaeger (1993): Muroid rodents from the Middle Miocene Fort Ternan Locality (Kenya) and their contribution to the phylogeny of Muroids - Palaeontographica, A **229**, 51-73 .

Wagner, J.A. (1841) - Gel. Anz. K. Bayer. Akad. Wiss. München, **XII** (52), p. 421.

Weerd, van der A., R. Adrover, P. Mein & D. Soria (1977): A new genus and species of the Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene of Southwestern Europe - Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, **80** (5), 429-439.

Wesselman, H.B. (1984): The Omo micromammals. Systematics and paleoecology of early man sites from Ethiopia. In: M.K. Hecht & F.S. Szalay, Eds. Contributions to Vertebrate evolution, 219 p.

Wessels, W. (1996): Myocricetodontinae from the Miocene of Pakistan – Proc. Kon. Ned Akad. Wetensch., 99(3-4), 253-312.

Wessels, W., E. Ünay & H. Tobien (1987): Correlation of some Miocene faunas from Northern Africa, Turkey and Pakistan by means of Myocricetodontinae - Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B 90(1), 65-82.

Wettstein (1917) - Denkschr. Akad. Wiss. Wien., **94**, p. 115.

Whybrow, P.J., M.E. Collinson, R. Daams, A.W. Gentry & H.A. McClure (1982): Geology, fauna (Bovidae, Rodentia) and flora from the early Miocene of eastern Saudi Arabia - Tertiary Research, 4(3), 105-120.

Young, C.C. (1927): Fossile Nagetiere aus Nord-China - Pal. Sin., C, 5(3), 1-82.

LOCALITIES IN SPAIN	MN zone / age	SPECIES	AUTHOR(S)	COLLECTION
Asta Regia	MN 15	*Debruijnimys julii*	Castillo & Agustí (1996)	UGS
Bacochas 1	MN 13/14	*Debruijnimys julii*	Sesé (1989); Castillo & Agustí (1996)	NMS
La Gloria 4	MN 14	*Debruijnimys julii*	Mein et al. (1990); Castillo & Agustí (1996)	NMS
Alcoy	MN 14	*Debruijnimys* sp.	Castillo & Agustí (1996)	CSS
Ibiza (Ses Fontanelles)	MN 14	*Protatera* sp.	Moyà-Solà et al. (1984)	CSS
Gorafe 1&4	MN 14	Gerbillidae indet.	de Bruijn (1974); Agustí (1986)	UUN
Botardo C	MN 13/14	Gerbillidae indet	Agustí (1989); Agustí (1991)	CSS
Caravaca	MN 13/14	Gerbillidae indet.	Agustí (1989); Agustí (1991)	CSS
Pino Mojón	MN 13	*Myocricetodon* aff *parvus*	Sesé (1989)	NMS
Salobreña	MN 13	*Calomyscus* cf. *minor* *Protatera* sp. *Myocricetodon* aff. *parvus* *Calomyscus delicatus*	Aguilar et al. (1984); Agustí (1991)	UMF
Almenara-M (Casablanca-M)	MN 13	*Protatera almenarensis* *Myocricetodon* sp. *Pseudomeriones abbreviatus*	Aguilar et al. (1984); Agustí (1991)	CSS

LOCALITIES IN FRANCE	MN zone / age	SPECIES	AUTHOR(S)	
Celleneuve	MN 14	"Gerbillus"	Jaeger & Hartenberger (1989)	UMF
La Tour	MN 13	*Myocricetodon* sp. *Calomyscus* sp.	Jaeger & Hartenberger (1989)	UMF

LOCALITIES IN TURKEY	MN zone/ age	SPECIES	AUTHOR(S)	
Çalta	MN 15	*Pseudomeriones tchaltensis*	Sen (1977); Sen (1983)	MTA
Iódeli	MN 14	*Pseudomeriones* sp.	Sümengen et al. (1990)	MTA
Suleimanlı	MN 13	*Calomyscus* sp.	de Bruijn pers. comm.	UUN
Dendil	MN 10	*Pseudomeriones* cf. *abbreviatus*	Sümengen et al. (1990)	MTA
Karaözü	MN 10	*Pseudomeriones* cf. *latidens*	Sümengen et al. (1990)	MTA
Kaleköy	MN 10	*Pseudomeriones* cf. *latidens*	Sümengen et al. (1990)	MTA
Yeni Eskihisar	MN 7/8	*Myocricetodon eskihisarensis*	Wessels et al. (1987)	MTA

LOCALITIES IN GREECE	Mn zone / age	SPECIES	AUTHOR(S)	
Maritsa (Rhodos)	MN 14	*Pseudomeriones rhodius*	DE BRUIJN et al.(1970); SEN (1983)	UUN
Calomyscus minor				
Kalithies	MN 14	*Pseudomeriones* sp.	DE BRUIJN (1989); BLACK et al. (1980)	UUN
Ptolomais (Lower FM, sect. 6)	MN 13/14	*Pseudomeriones* sp.	DE BRUIJN per. comm.	UUN
Monasteri	MN 13	*Pseudomeriones rhodius*	DE BRUIJN (1989)	UUN
Ano Metochi 3	MN 13	*Pseudomeriones* sp.	DE BRUIJN (1989)	UUN
Samos S3	MN 12	*Pseudomeriones pythagorasi*	BLACK et al. (1980)	CMU

UUN - Faculty of Earth Sciences, University of Utrecht, the Netherlands
MTA - Maden Tetkik va Arama Enstitüsü, Ankara, Turkey
CMU - Carnegie Museum of Natural History, USA
CSS - Institut de Paleontologia AM. Crusafont, Sabadell, Spain
UGS - Department of Stratigraphy and Paleontology of the University of Granada, Spain
UMF - Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France
NMS - Museo Nacional de Ciencas Naturales , Madrid, Spain

Mystromys		
Pliocene-Pleistocene	South Africa	Lavocat (1978); Pocock (1987); Senut et al. (1992); Denys (1991); Avery (1995)
Calomyscus		
Upper Miocene-Lower Pliocene	SE Europe	de Bruijn et al. (1970); Sen (1983)
Upper Miocene	SW Europe	Aguilar et al. (1984); Jaeger & Hartenberger (1989); Agustí (1991)
Myocricetodon		
Upper Miocene	Arabian Peninsula	de Bruijn & Whybrow (1994)
Upper Miocene	SW Europe	Aguilar et al. (1984); Agustí (1991); Sesé (1989); Jaeger & Hartenberger (1989)
Middle Miocene - Lower Pliocene	North Africa	Jaeger (1977a,b); Bernor (1982); Heissig (1982); Tong (1989); Coiffait (1991); Benammi et al. (1995); Geraads (1998b)
Middle Miocene	South Africa	Senut et al. (1992)
Middle Miocene	East Africa	Tong & Jaeger (1993)
Miocene	Pakistan	Wessels et al. (1987); Lindsay (1988); Wessels (1996)
Zramys		
Middle-Upper Miocene	North Africa	Jaeger et al. (1973); Jaeger (1977a,b) Ameur (1979); Robinson et al.(1982); Coiffait (1991;); Benammi et al. (1995)
Dakkamys		
Middle Miocene	North Africa	Jaeger (1977a); Coiffait (1991)
Middle-Upper Miocene	Pakistan	Lindsay (1988); Wessels (1996)
Mellalomys		
Middle Miocene	North Africa	Jaeger (1977a); Coiffait (1991); Benammi et al. (1995); Benammi (1997)
Lower-Middle Miocene	Pakistan	Lindsay (1988); Wessels (1996)
Shamalina		
Lower Miocene	Arabian Peninsula	Whybrow et al. (1982)

Punjabemys		
Lower-Middle Miocene	Pakistan	Lindsay (1988); Wessels (1996)
Aïssamys		
Middle Miocene	North Africa	Coiffait (1991)
Sindemys		
Lower and Middle Miocene	Pakistan	Wessels (1996)
Tatera		
Pliocene-Pleistocene	East Africa	Lavocat (1965); Sabatifr (1982); Denys (1983); Wesselman (1984); Black & Krishtalka (1986)
Lower Pliocene-Pleistocene	South Africa	Lavocat (1978); Hendey (1984); Pickford & Mein (1988); Pickford et al. (1992); Senut et al. (1992); Avery (1995)
Taterillus		
Upper Pliocene	South Africa	Pocock (1987); Pickford & Mein (1988)
Gerbillurus		
Upper Pliocene-Pleistocene	South Africa	Lavocat (1978); Senut et al. (1992)
Protatera		
Upper Miocene/ Lower Pliocene	SW Europe	Aguilar et al. (1984); Moyà-Solà et al. (1984); Agustí (1990)
Upper Miocene	North Africa	Jaeger (1977b); Coiffait (1991)
Abudhabia		
Lower Pliocene	Afghanistan	Sen (1977)
Lower Pliocene	North Africa	Munthe (1987)
Upper Miocene	Arabian Peninsula	de Bruijn & Whybrow (1994); de Bruijn (in press)
Upper Miocene	Pakistan	Flynn & Jacobs (in press)

Gerbillus		
Upper Pliocene-Pleistocene	North Africa	Tong (1989); Geraads (1993)
Upper Pliocene-Pleistocene	East Africa	Lavocat (1965); Wesselman (1984); Tong (1989)
Middle Pliocene	South Africa	Lavocat (1978); Pickford & Mein (1988)
Meriones		
Pleistocene	North Africa	Tong (1989); Mein & Besancon (1993)
Upper Pliocene	Israel	Haas (1966); Tchernov & Chetboun (1984)
Pseudomeriones		
Pliocene	Turkmenistan	Birman et al. (1971)
Upper Miocene-Pliocene	SE Europe	Sen (1977, 1983); Brunet et al. (1980); Black et al., 1980; de Bruijn 1989; Sümengen et al. (1990)
Upper Miocene-Pliocene	China	Teilhard du Jardin (1926); Young (1927); Schaub (1934); Fahlbusch et al.(1983); Qiu (1988); Li et al. (1984)
Upper Miocene	Afghanistan	Sen (1983; in press)
Upper Miocene	SW Europe	Aguilar et al. (1984); Agustí (1990, 1991)
Desmodillus		
Upper Pliocene-Pleistocene	South Africa	Avery (1995); Senut et al. (1992)
Mascaromys		
Upper Pliocene	North Africa	Tong (1986, 1989)
Eulmus		
Upper Miocene-Pliocene	North Africa	Ameur (1991)
Debruijnimys		
Pliocene	Spain	Sesé (1989); Castillo & Agustí (1996); Mein et al. (1993)
Pliocene	North Africa	Castillo & Agustí (1996)

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	209–225	München, 15. 12. 1998

Biomechanical Analyses of Rodent Incisors: A Morphological and Microstructural Adaptation

By Rahul Srivastava*

With 20 Figures

Abstract

3-D Finite Element Analyses (FEA) of rodent incisors suggest that under the gnawing load conditions, chisel shaped incisors maximally reduce the magnitude of the stresses.

The study and analyses suggest that worn dentine and Hunter Shreger Bands (HSB), and presence of only radial enamel on cutting edge minimises wear. The tensile stresses due to gnawing load were noticed mainly in Y and Z directions i.e. in the directions of the enamel width and the thickness in rodent incisors.

The confirmatory results were obtained through laboratory experiments using Universal Testing Machine (UTM) by loading recent rodent incisors.

The orientation of the HSBs in Y and Z directions of the incisors' enamel prevent hairline cracks due to the gnawing stresses. This adaptation has been found to be least developed in the pauciserial enamel pattern present in Eocene rodents and better developed in the multiserial and the uniserial enamel pattern respectively, present in the rodents of Oligocene – Recent age.

Kurzfassung

Die dreidimensionale Finite-Element-Analyse (FEA) von Nagetierincisiven legt den Schluß nahe, daß unter dem Belastungsdruck während des Nagens meißelförmige Schneidezähne die Magnitude der Spannung am stärksten reduzieren.

Die Analysen und Untersuchungen zeigen, daß abgenutztes Dentin und Hunter-Schreger-Bänder (HSB) und das Auftreten von ausschließlich radialem Schmelz auf der Schneidekante die Abnutzung minimieren. Die Zugspannungen während der Belastung beim Nagen wurden vor allem in Y- und Z-Richtung beobachtet, das heißt in Richtung der Breite und Stärke der Incisiven.

Die Bestätigung dieser Ergebnisse wurde durch Laborexperimente mit einer „Universal Testing Machine" (UTM) erhalten, die mit rezenten Nagerincisiven beschickt wurde.

Die Orientierung der HSB in den Y- und Z-Richtungen des Incisivenschmelzes verhindert Haarrisse durch den Kaudruck beim Nagen. Es wurde festgestellt, daß diese Anpassung in dem pauciserialen Schmelzmuster der eozänen Nagetiere weniger gut entwickelt war als in dem multiserialen oder uniserialen der Nagetiere vom Oligozän bis heute.

* Rahul Srivastava, Department of Geology, Lucknow University, Lucknow, India, Present Address: Fuhlrott Museum, Auer Schulstrasse 20, 42103, Wuppertal, Germany

Introduction

Skeletal tissues provide the physical and protective supports for the soft tissues and play an important role in counter balancing any loads/stresses in specific directions. Mammalian dental enamel demonstrates the same function as it takes most of the chewing load/stress coming on occlusal plane. In the present paper the focus has been on the rodent incisors for the simple reason that these slender structures (approximate diameter 2-3 mm) have enormous strength and wear resistance. They are easily obtainable and can be studied in terms of functional importance through time i.e. in an evoutionary series.

Scanning Electron Microscope (SEM) studies of mammalian dental enamel have showed various kinds of enamel microstructure in different groups of mammals. This variation is mainly due to the difference in the arrangement of enamel prisms which are the bundles of the fibres of apatite crystallites (Boyde et al., 1988; Pfretzschner, 1988).

In rodent incisors, the enamel is an outer layer which covers the dentine only on the buccal side. The HSBs occupy the inner half (Portio Interna, i.e. towards the Enamel-Dentine Junction : the EDJ) of the total enamel thickness. The outer enamel (Portio Externa) lacks HSBs and instead there is radial enamel in which the long axes ('C´ axis) of the enamel prisms are oriented radially from the EDJ as seen in a horizontal plane (Koenigswald & Clemens, 1992).

The HSBs are interpreted as strengthening devices which prevent the propagation of hairline cracks at higher load conditions (Koenigswald, et al., 1987). The arrangement of the HSBs and the enamel microstructure vary in different groups of mammals and are closely related to the shape related functions of the teeth (Koenigswald & Clemens, 1992). The rodent incisor enamel possesses the most derived and complicated microstructure among all the mammals (Koenigswald et al., 1987).

The microstructure and functional morphology of rodent incisor enamel has been studied in detail by many workers (Tomes, 1850; Korvenkontio, 1934; Boyde, 1976; Wahlert, 1989; Sahni, 1980; Koenigswald, 1985, Flynn, 1987 and recently by Martin, 1993). The work of Tomes (1850) was extended by Korvenkontio (1934), when he described three types of rodent incisor enamel microstructures: the pauciserial, the multiserial and the uniserial. This classification was based on the characteristics of the Hunter Schreger Bands (HSBs) in the inner enamel. Lately, Martin (1993) differentiated the rodent incisor enamel types, according to the distribution, inclination and the general regularity of the HSBs and the orientation of the Inter-Prismatic Matrix (IPM). In the pauciserial enamel, the HSBs, arranged perpendicular to the EDJ, are 2-6 prisms wide with an irregular bifurcation of the bands and the crystallites of the IPM are arranged parallel to the prisms, and transition zones of prisms between the HSBs are lacking (Sahni, 1980 and Martin, 1993). This kind of enamel pattern is characteristic of the extinct families of Eocene age; most of the ischyromyoids, anomaluroids and ctenodactyloids possess pauciserial enamel (Martin, 1993). In the multiserial enamel, the HSBs are 3-6 prisms wide and are inclined to the EDJ (Sahni, 1980). The orientation of the IPM diverges in the multiserial and well defined transition zones are present between the HSBs (Martin, 1993). In the uniserial enamel, the HSBs are one prism wide and are inclined to the EDJ; the IPM is oriented approximately at 90 degree and transition zones are evident between the HSBs (Sahni, 1980; Koenigswald, 1985; Martin, 1993). The rodent families of Oligocene - recent age are characterised by the multiserial (present in most of the phiomorphs, caviomorphs) and the uniserial type of enamel pattern (present in most of the cricetids, sciuromorphs and myomorphs and few anomaluroids). The uniserial pattern is considered to be the most derived and the pauciserial is considered to be the most generalised type of enamel with an intermediate multiserial (Sahni, 1980; Martin, 1993).

In the present paper a functional interpretation of all the three types of incisor enamel was

undertaken. It was noticed that the uniserial enamel in comparison to the multiserial, provides better reinforcement structure to prevent the failure of the teeth under the gnawing load conditions. The pauciserial enamel was found to be the least effective to counter balance the gnawing stresses.

In the present work, 3-D Finite Element (FE) modelling and experimental load analyses in laboratory using Universal Testing Machine (UTM) have helped delineating the direction of principal stresses in the incisors of rodents, for better understanding of their functional significance in the light of their enamel microstructure as observed under the SEM.

Previous studies so far made contained no experimental evidences, in which the actual tooth is subjected to load to analyse the direction of the failure, though some shell models made up of glass-epoxy have been analysed in laboratory for load analyses (KOENIGSWALD et al., 1987; RENSBERGER, 1993, 1995a, 1995b), but no such analysis has been done so far for rodent incisors. Prior to these many models for conical teeth, herbivore molars were produced in 2-D plane using quadrilateral plate elements and shell elements (KOENIGSWALD, et al., 1987; PFRETZSCHNER, 1988, 1992; RENSBERGER, 1992 and MARX, 1995). The 2-D plate elements do not provide stresses in the direction which is not parallel to the elements i.e. in the direction of the thickness of the enamel. In the present study the 3-D hexa elements have been used to calculate the stresses in the rodent incisors. The 3-D analysis provides stresses in all the three orthogonal directions of the enamel i.e. along the length, the width and the thickness.

The FEA allows calculation of stresses in the objects of any shape and complexity. In FEA, the models are formulated as a series of connected subunits called elements of simple shape and size.

The computer modelling of gnawing events in rodent incisors have shown that the enamel of long curved slender incisor bear all the load coming nearly parallel to the incisal part of the tooth.

Material

To meet the objectives following material were used in the study:

For SEM Study:

1 Incisor fragments of ctenodactyloid rodents (Locality: Upper Subathu Formation, Metka, Rajauri District, J & K. Age: Middle Eocene, approx. 45 Ma).
2 Incisor fragments of murid rodents (Locality: Pinjor Formation, Upper Siwaliks, Moginand, Nahan District, H.P. Age: 2 Ma).
3 Incisors of *Cavia procellus* (Guinea Pig. Age: recent).
4 Incisors of *Mus musculus* (House Rat. Age: recent).

Dental elements of Eocene ctenodactyloid rodents, Plio-Pleistocene rodents (murids) were collected through maceration of the Upper Subathu and Siwalik rock samples already housed in Vertebrate Paleontology Laboratory, Panjab University, Chandigarh.

For Finite Element Study:

To understand the significance of curvature in rodent incisors and dissipation of stresses in a straight and a curved structure following models were used in the study :

1 Computer model of simple straight double layered bar/beam
2 Computer model of simple curved double layered bar/beam
3 Computer model of chisel shaped curved rodent incisor

For Laboratory Experiments:

1 Incisors *of Cavia porcellus* (Guinea Pig).
2 Incisors of *Mus musculus* (House Rat).

Methodoloy

For scanning electron micrographs, all the incisors were sectioned longitudinally. The sectioned teeth were ground, polished and the fossil teeth were etched with 5% HCl for 20 seconds, whereas recent teeth were observed after brief etching with Hydrogen-peroxide. These etched sections of the teeth were then coated with gold to make the surface conducting and were viewed under the SEM (JEOL JSM T-330, installed in the Department of Geology, Lucknow University) at various magnifications ranging between 35 - 5000 (accelerating voltage 15 kv).

The finite element modelling was done with the help of a FEA software LapFEA (2000 nodes version, native for Power Macintosh) on a Power Macintosh (6100/66) computer. For the FEA,

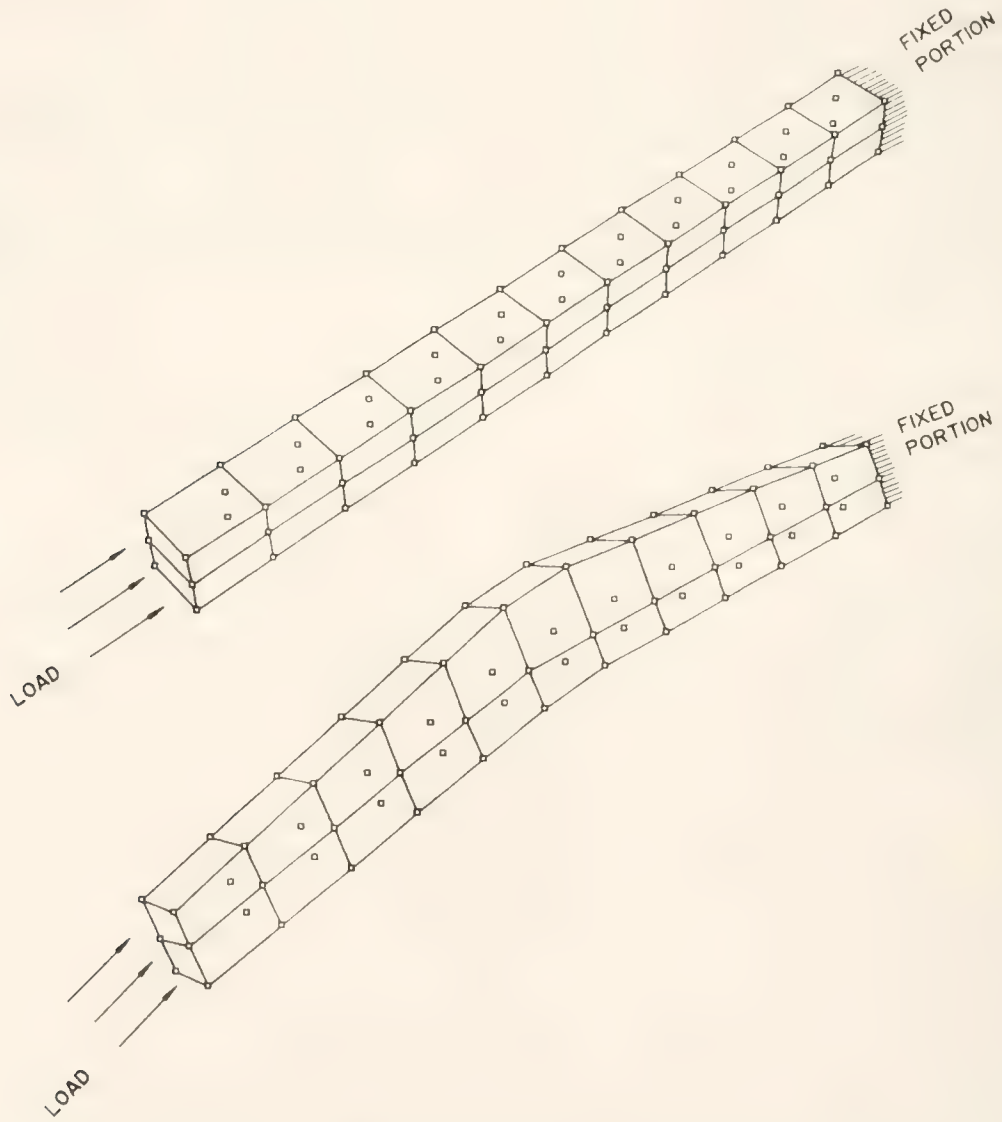


Fig. 1: Finite element models of two layered straight and curved bar. The bars were modelled as a series of 3-D hexa elements to understand the significance of the curvature (rodent incisors are characterised by a curved slender morphology). The load was applied on one end of the bar, parallel to the longer axis. The opposite end was kept fixed assuming that the posterior end of the tooth is fixed in the bone.

the bars/beams and the rodent incisors were modelled as a series of 3-D hexa elements (figs. 1 & 2)

While modelling the teeth for stress distribution study, the material was considered to be isotropic i.e. it has the same elastic modulus in every direction. In this assumption, error would be uniform and hence would not affect the comparison of the results. Enamel prisms may be orthotropic i.e. they may have different moduli of elasticity along the long axis of prisms in comparison to a direction perpendicular to them. Since, a small chunk of enamel consists of a number of prisms in diverse direction, hence it is not possible to calculate the Young's Modulus values for the dental enamel of different mammals excepting some insectivores (RENSBERGER, 1992). In the present work, for FEA, the Young's Modulus, Poisson's Ratio, Shear Modulus and Mass Density values of the enamel as a general were taken (RENSBERGER, pers. comm.; WATERS, 1980).

Young's Modulus (Stress/Strain) = 0.040 MN/mm2
Poisson's ratio = 0.3
Shear Modulus (Shear stress/Strain) = 0.0154 E6 N/mm2
Mass Density = 3.03/103 N-sec2/mm4

With these values the absolute stress magnitude from the teeth models could not be obtained but relative magnitudes and stress directions within a model could be calculated which do not affect the objectives of the work. Though it is not possible to simulate the natural condition of mastication (because in nature, the dentition works in union), while modelling the teeth the natural condition was kept in the mind and hence a vertical load (snow load, KOENIGSWALD et al., 1987) was applied on the cutting edge of the incisors. The load direction was kept parallel to the incisal portion of the curved incisors. The cervical end of the incisors was kept fixed considering that it is anchored in the bone (figs. 1 & 2).

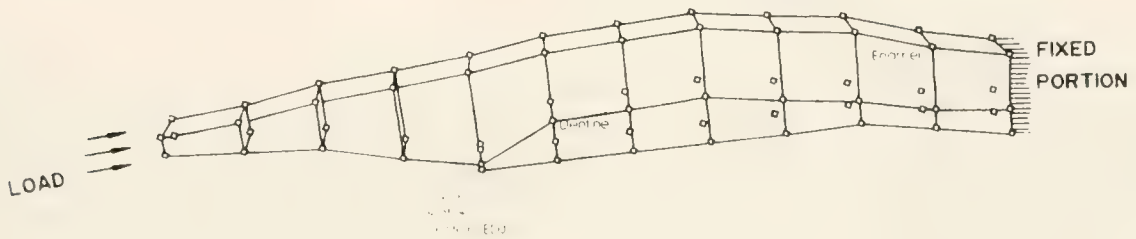


Fig. 2: Finite element model of a rodent incisor. The incisor has been modelled as a series of 3-D hexa elements. While modelling, the natural position of the incisor in the jaw was kept in the mind. One end of the model was kept fixed considering that the cervical end of the incisor is anchored in the bone. A gnawing load was applied parallel to the longer axis of anterior region of the curved incisor.

The load direction was inferred from occlusal features such as striae, notches, vertical pits and surface relief present on teeth, which are formed as a result of various masticatory processes (GREAVES, 1973; RENSBERGER, 1973, 1992; KOENIGSWALD et al., 1987). The resultant tensile stresses were calculated at the centre of the elements using a solver MSC/pal2. The principal tensile stresses were extracted from the result, because a brittle material like dental enamel is weaker under the tensile than the compressive stress and usually fails due to tension (even when the external force is mainly of a compressive nature; RENSBERGER, 1992). The stress intensities in the models were calculated and plotted (figs 3, 4 & 5). The direction of the maximum tensile stresses were plotted on the model of bars and rodent incisors (figs 6, 7 & 8) and the probable directions of propagation of cracks (perpendicular to the direction of maximum tensile stress at a given point) were determined (figs 9, 10 & 11).

In the present study the absolute magnitude of the stresses in the enamel would be unrealistic, but the study is mainly concerned with the directions of the stresses and these approximate the directions in real teeth. To test this assumption, the long slender curved incisors of recent Guinea Pig and House Rat were loaded in laboratory with the help of Universal Testing Machine (UTM) of 100 kg capacity (the machine is available in Biophysics Laboratory, department of Physics, Nizam College, Hyderabad, India). The limitations of the machine do not allow users to calculate stresses on an object due to pulling load (= wind load, KOENIGSWALD, et al., 1987). For a compressive load analysis the samples were held between two circular jaws in an upright condition with the help of a metallic chuck and load of 1kgf was applied in an interval of time of 1 minute and results were noted (fig. 12). In another case one tooth was subjected to compressive load along the shorter axis of tooth also i.e. in the transverse direction.

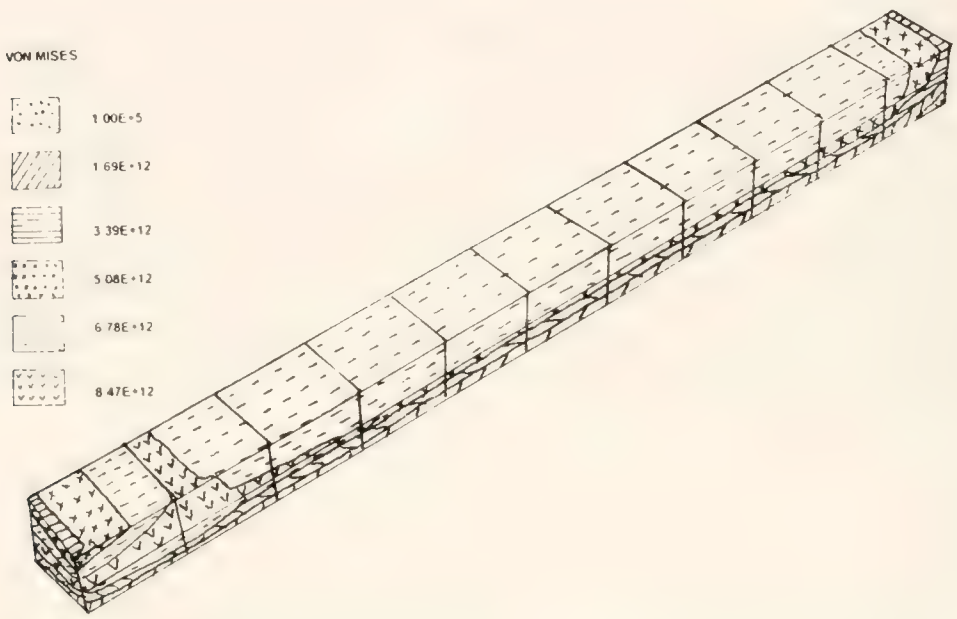


Fig. 3: Finite element model of a double layered straight bar showing stress intensities as observed under the gnawing load condition.

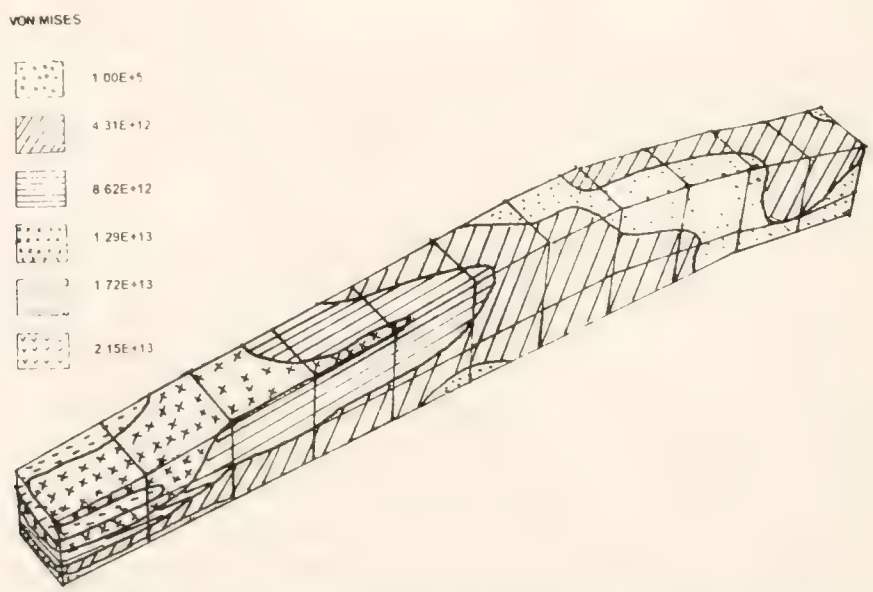


Fig. 4: Finite element model of a double layered curved bar showing stress intensities as observed under the gnawing load condition.

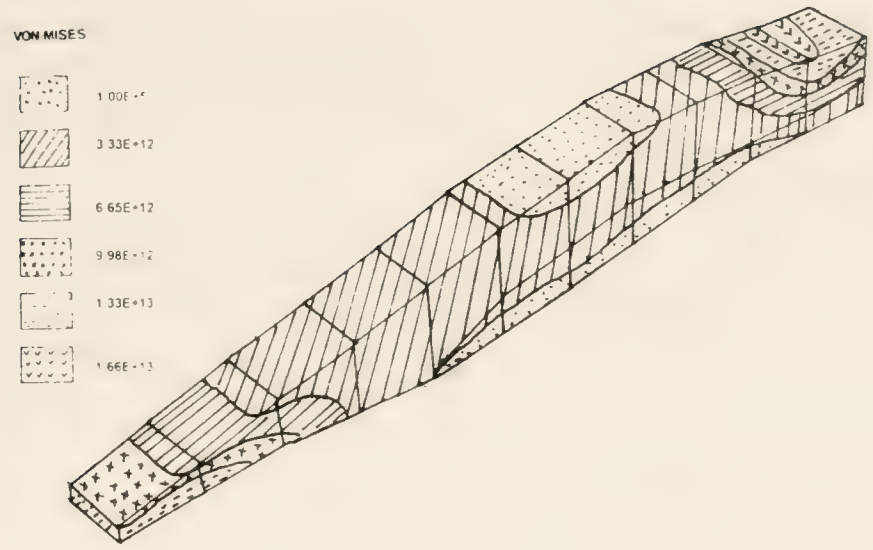


Fig. 5: Finite element model of the curved chisel shaped rodent incisor showing stress intensities as observed under the gnawing load condition. Note the higher magnitude of stresses which are concentrated around the fixed end, thus makes the structure most withstanding against the stresses.

The theoretical results of FEA and laboratory results of UTM were compared with the empirical evidence of stresses in the actual teeth. Rodent incisors of recent age were examined for premortem cracks under the assumption that premortem cracks were caused by gnawing load. The cracks with rounded edges and vertical hairline cracks were identified as of premortem origin (RENSBERGER, 1987).

Finally, the crack directions in the rodent incisors were compared with their enamel ultrastructure observed under the SEM.

Observations

S E M S t u d y :

Scanning electron micrographs of longitudinally sectioned enamels show distribution of the Hunter Schreger Bands (HSBs), in all the three types of rodent incisor enamel at different orientation. The outer enamel possesses more or less the same structure in all the types of enamel pattern, though the thickness is highly variable. It consists of radial enamel in which prisms rise incisally towards the outer surface of the incisor. The inner enamel consists of longitudinally and transversely sectioned HSBs. The prisms of alternate bands possess the same orientation and are at high angle with the neighbouring bands. Different types of enamel structures observed in the studied incisors are described below:

Pauciserial Enamel (Figs. 13 & 14):

The longitudinally sectioned incisors of ctenodactyloid rodents possess 2 - 6 prisms wide HSBs. The prisms of the outer enamel have relatively low inclination (25°- 55°) and are arranged parallel to or at a very shallow angle to the EDJ (MARTIN, 1993). The fibres of the Inter Prismatic Matrix (IPM) in the outer enamel envelope the prisms and make a high angle or run perpendicular to the outer enamel prisms and EDJ. The fibres of prisms are more compactly arranged as compared to the fibres of IPM (KEIL, 1966).

In the inner enamel of the pauciserial type, it is very difficult to differentiate IPM from prisms because the IPM fibres possess the same orientation which is generally perpendicular to the EDJ, as do the HSB prisms. The orientation of the prisms changes abruptly from one band to other and no transition zone could be demarcated. The HSBs are nearly perpendicular to the

EDJ. The HSB boundary is clearly distinguished and a prism decussation is evident where adjacent, ascending prisms intersect the plane of section. An irregular bifurcation of HSBs is frequent.

Multiserial Enamel (figs. 15 & 16)

In the longitudinal section of the incisors of recent *Cavia porcellus* (Guinea Pig), it was observed that the outer enamel prisms are steeply inclined (up to 80°) and laterally flattened (MARTIN, 1993). The HSB width usually varies between four and seven prisms. It was observed that the IPM is more clearly displayed in the outer enamel and is perpendicular to the EDJ. The HSBs are incisally inclined at a shallow angle. The prisms have slightly steeper inclination than the HSBs and therefore are forced to bend from one to the next higher HSB. The HSBs are of uniform thickness unlike the pauciserial type. Occasional branching of the HSBs as in the pauciserial is also seen in the multiserial type of enamel.

Uniserial Enamel (figs. 17, 18, 19, 20):

The longitudinal sections of the Incisors of murid rodents and house mouse suggest that the inner enamel is consisting of one prism thick HSBs. The outer enamel prisms are more laterally flattened (MARTIN, 1993). The HSBs are more incisally inclined in comparison to those in the multiserial enamel. The prisms of one band decussate into the next higher band. In the inner enamel, the IPM is turned perpendicular to the HSBs. No branching was observed in the HSBs of the uniserial enamel.

Finite Element Analysis (FEA):

FEA of simple straight two layered beam/bar (layers are differentiated on the basis of Moduli and Poisson ratio values of enamel and dentine) suggests that when gnawing load is applied on the enamel portion, stresses of higher magnitude are noticed in the whole enamel with the highest value near the point of the load application. The dentine experiences the stresses of comparatively lower magnitude. The whole of the enamel is found to be under compression excepting a small incisal portion where tensile stresses in Z direction (direction of enamel thickness) are noticed. The angle of stresses is found to be cervically inclined from the EDJ.

The FEA of a curved beam suggest that when gnawing load is applied on the enamel portion, the stresses of higher magnitude are noticed in a very small portion at EDJ near the point of the load application. Most of the enamel experiences stresses of lower magnitude when compared with the stress data in simple straight two layered beam. The magnitude of stresses decreases as we go in the cervical direction. The area near the point of load application and cervical end are found to be under compression. In the enamel, the tensile stresses are noticed mainly in Y and Z directions. The inclination of tensile stresses is found to be vertical from the EDJ.

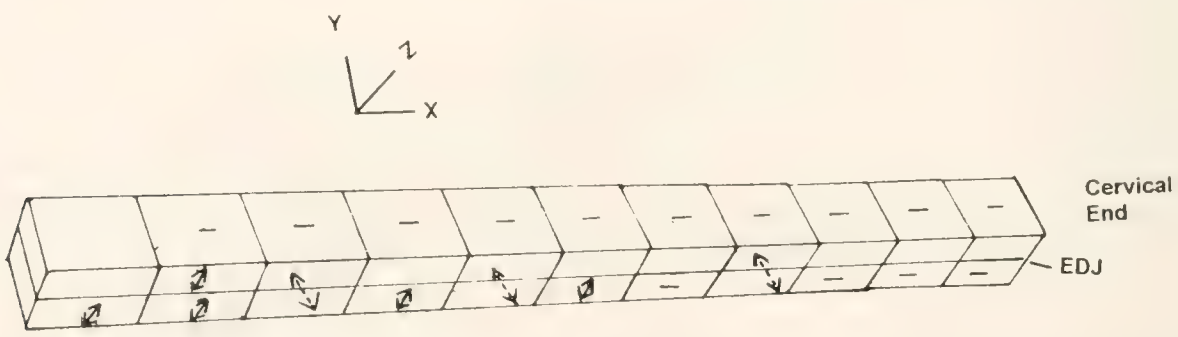


Fig. 6: Finite element model of a double layered straight bar showing direction of the maximum principal stresses as observed under the gnawing load condition.

The FEA of chisel shaped incisors as noticed in rodents, suggests that under a gnawing load condition, the stresses of higher magnitude are noticed in a small lower portion of the enamel at the cutting edge. Most of the stresses of higher magnitude are found to be located near the cervical end anchored in the bone. Major portions of the enamel experiences stresses of the lowest magnitudes when compared with the straight simple and curved beam. The least value of the stresses were noticed in the middle of the incisor enamel. Under gnawing load the major portion of the incisor enamel is found to be under tension except the regions near the point of the load application and the cervical end. The tensile stresses are noticed in Y and Z directions, i.e. in the directions of the enamel width and the thickness. The tensile stresses are found to be incisally inclined from the EDJ (figs. 6, 7 & 8)

In all the above cases a shearing movement along the enamel-dentine junctions is also noticed.

From the direction of the tensile stresses, the most probable direction of the failure was inferred which was found to be nearly vertical along the longer axis of the teeth (figs. 9, 10 &11).

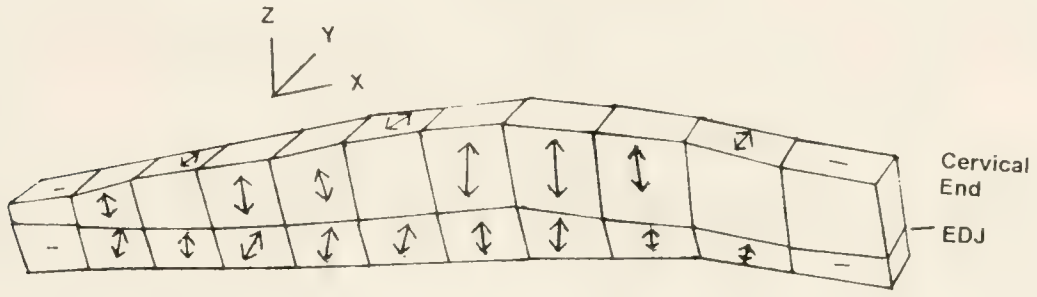


Fig. 7: Finite element model of a double layered curved bar showing direction of the maximum principal stresses as observed under the gnawing load condition

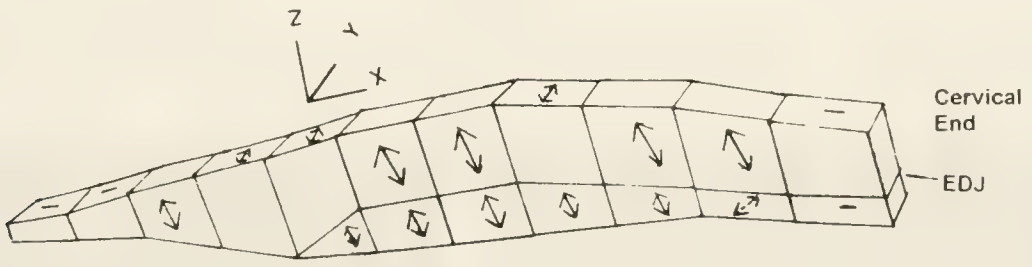


Fig. 8: Finite element model of the curved chisel shaped rodent incisor showing direction of maximum principal stresses as observed under the gnawing load condition.

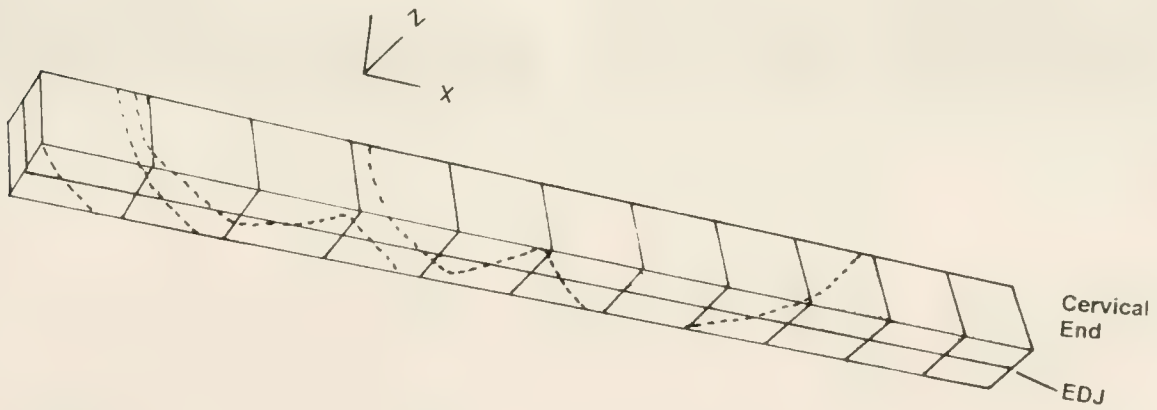


Fig. 9: Double layered straight bar showing direction of the cracks as inferred from the direction of maximum tensile stresses produced due to the gnawing load.

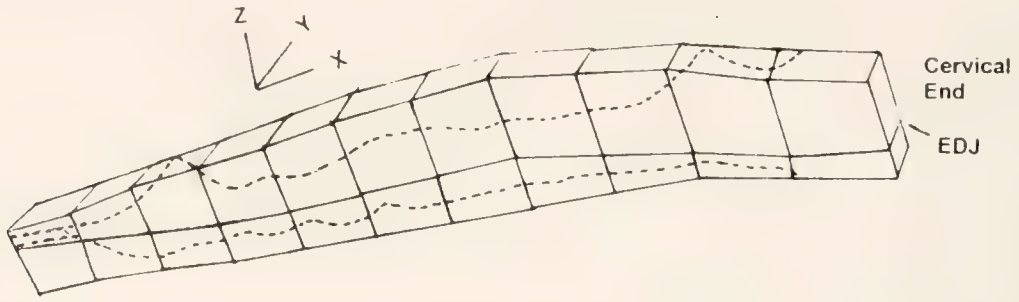


Fig. 10: Double layered curved bar showing direction of the cracks as inferred from the direction of the maximum tensile stresses produced due to the gnawing load.

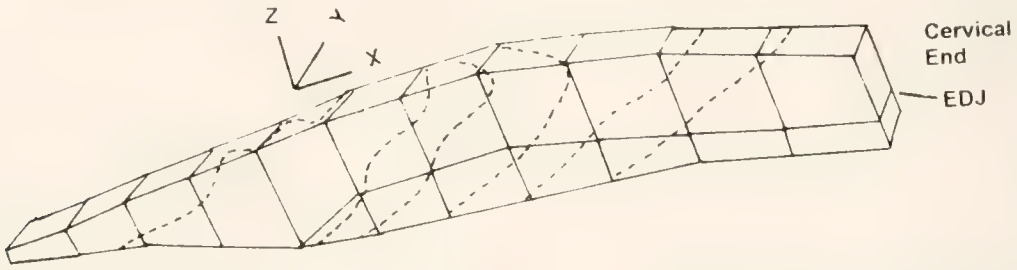


Fig. 11: Curved chisel shaped incisor showing direction of the cracks as inferred from the direction of maximum tensile stresses produced due to the gnawing load.

The UTM analysis suggests that when incisors of rodents are placed under an increasing vertical load condition, the failure of the tooth takes place. The cracks start appearing from apex to base in all the teeth (in static load condition cracks start appearing from base to apex, RENSBERGER, 1987). In rodent incisors the cracks appear along the longer axis of teeth (fig. 12). The failure of incisors along the EDJ is also noticed.

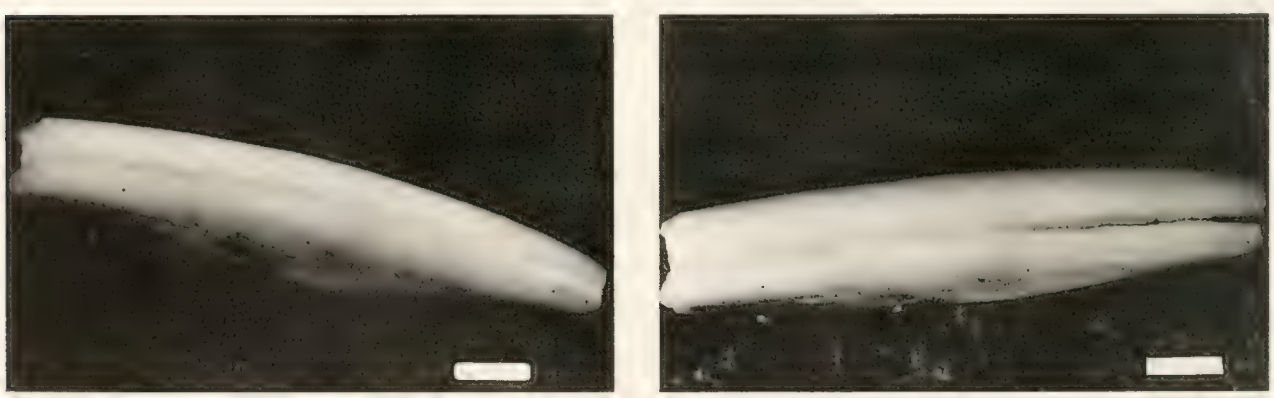


Fig. 12: Rodent incisor (Guinea Pig) subjected to a vertical load parallel to the anterior part of the tooth (gnawing load) with the help of Universal Testing Machine (UTM). The vertical cracks were observed confirming the presence of the stresses as observed in FEA analysis (scale bar = 1 mm).

In the case of the compressive load analysis along the shorter axis of the teeth, i.e. in the transverse direction, the tooth breaks into pieces just in a single loading of 1kgf.

Results and Conclusions

Results of SEM Study:

The structure of the enamel observed under SEM and the direction of the failure observed by FEA, UTM were compared. The results indicate that the inferred cracks' directions in the FE models were similar to the cracks produced in the teeth in laboratory experiments. These cracks are best stopped by the uniserial pattern, present in the incisor enamel of rodents of Oligocene - recent age.

Results of enamel structure in studied rodent incisors indicate that the pauciserial pattern shows a very irregular arrangement of the HSBs and is most generalised in comparison to the multiserial and the uniserial (Sahni, 1980; Martin, 1993). This hypothesis is based on the stratigraphic position of horizons yielding ctenodactyloid rodents and also on the inclination and orientation of the HSBs and the Inter Prismatic Matrix (IPM). As observed in the pauciserial, the IPM in the inner enamel is oriented in the direction of prisms orientation, and it is a primitive condition (Martin, 1990a, 1990b, 1993). Whereas it makes an angle with the prisms in the inner enamel of the multiserial enamel. In uniserial enamel, the IPM crystallites are at right angle to the HSB prisms, strengthening the enamel in the third dimension (Koenigswald & Clemens, 1992; Martin, 1993).

The development of the pauciserial type of enamel pattern in rodents of Eocene age and its gradual change into the multiserial and the uniserial type in the later and recent genera suggests that the change from pauciserial to uniserial through multiserial is an evolutionary feature (Sahni, 1980; Martin, 1993). Earlier to this Koenigswald (1980) argued that multiserial is more primitive than pauciserial, without considering the orientation of IPM crystallites but later this hypothesis was rejected (Koenigswald, 1990, 1992; Martin, 1990a, 1990b, 1993).

Results of Finite Element Analysis:

The results of FE analysis of double layered straight beam, curved beam and chisel shaped incisors suggest that at gnawing load conditions, stresses of maximum magnitude are produced in the enamel region of the straight beam in comparison to the curved beam and the chisel shaped incisors. Straight beam has been found to be the least stable at the gnawing load conditions. In curved beam stresses of high magnitude in the whole enamel and the maximum magnitude on the cutting edge make the structure less effective for the defined purposes. On the other hand, blunt incisal end decreases the efficiency of cutting and gnawing. Whereas in the chisel shaped incisors concentration of high magnitude of stresses in the cervical region make the structure most stable and the sharp cutting edge increases efficiency under the gnawing load conditions. The stresses in the cervical region are dissipated into the jaw bones from where incisors erupt.

The incisally inclined tensile stresses in Y and Z directions of enamel in chisel shaped incisors are more harmful as they may be responsible for the development of the cracks perpendicular to the direction of the stresses (figs. 9, 10 & 11).

Results of Laboratory Experiments:

The Universal Testing Machine (UTM) was found to be very useful in simulating the natural condition of teeth in jaw and applying pressure from different angle. The results of UTM corresponds to the FEA results. By applying increasing load of 1kgf on the cutting edge of rodent incisors, the vertical cracks were observed running along the longer axis of teeth.

The FEA results, UTM results were found to be consistent with the premortem cracks, which tend to have vertical orientation.

In rodents, the incisors keep on growing and enamel once mineralized can not be rebuilt according to the stresses, hence all the functional adaptations have to be produced in the genome, which leads to the uniformity of the enamel microstructure throughout the length of the incisor in any time span (KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER, 1991). The microstructure thus generated would be according to the direction of the maximum tensile stresses present in the enamel.

The microstructure of the outer enamel in all the types of rodent incisor enamel is similar and has remained unchanged with time excepting minor changes in the inclination of enamel prisms. During gnawing activity lot of wear stresses are produced in the incisors and the outer enamel provides the best reinforcement against wear (RENSBERGER & KOENIGSWALD, 1980; FORTELIUS, 1984, 1985), because the enamel prisms are oriented parallel to the direction of the load. Probably, this is the reason for the presence of only outer enamel at the cutting edge where maximum wear and abrasion takes place.

In the inner enamel of the pauciserial type, the reinforcement against the incisally inclined tensile stresses in Y and Z directions (the direction of the enamel width and the thickness) is very less, because, the HSBs make an angle with the stress direction (fig. 13). It has been noticed

Fig. 13: Pauciserial arrangement of the enamel as observed in a longitudinal section of the incisor enamel of a ctenodactyloid rodent, showing distribution of Hunter Schreger Bands (HSBs). Arrow marks the direction of the maximum tensile stresses observed in the rodent incisor enamel under the gnawing load condition (scale bar = 10 microns). Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the left side of the photograph. Slightly inclined section of the incisor giving an impression of inclined HSBs.

Fig. 14: Longitudinal section of the incisor enamel of a ctenodactyloid rodent, showing arrangement of the prisms in HSBs (scale bar = 10 microns). Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the left side of the photograph.. Slightly inclined section of the incisor giving an impression of inclined HSBs.

that when tensile stresses are at an angle to the HSBs, the cracks thus produced make a low angle with the HSBs and it is the most critical condition (PFRETZSCHNER, 1988; KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER, 1991). Since the HSBs are irregular (2-6 prisms wide), the cracks may travel a longer distance in HSBs. The IPM crystallites are also arranged parallel to the HSB prisms, hence provide no reinforcement against such cracks. These cracks are either deflected or stopped only when they reach the point of bifurcation of the bands. In this condition, cracks may damage maximum part of the enamel (KOENIGSWALD et al., 1987).

In the multiserial enamel, the reinforcement against the incisally inclined tensile stresses in Y and Z directions, is much more than in the pauciserial. In the multiserial enamel, the and HSBs are also incisally inclined. The tensile stresses make a very low angle with the HSBs (fig. 15) and thus produce cracks making a high angle with the HSBs. The IPM crystallites make a high angle with HSB prisms, protecting the enamel in the third dimension. This arrangement makes the structure stable under the gnawing load conditions. Since the bands are inclined at a very shallow angle, the structure may be unstable if cracks appear making a low angle with the HSBs. In this condition the crack will travel throughout the HSB (which is 4-7 prisms wide) until it meets a decussating band or it reaches to the point of band bifurcation, and thus it damages a greater part of the enamel.

Fig. 15: Multiserial arrangement of enamel as observed in the longitudinal section of the incisor enamel of *Cavia porcellus* (Guinea Pig), showing distribution of the HSBs and the outer enamel. Arrow marks the direction of the maximum tensile stresses observed in the rodent incisor enamel under the gnawing load condition. Scale bar = 10 microns. Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the right side of the photograph.

Fig. 16: Longitudinal section of a highly etched incisor enamel of *Cavia porcellus* (Guinea Pig), showing arrangement of the outer enamel prisms and the Inter Prismatic Matrix (IPM). Scale bar = 5 microns. Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the right side of the photograph.

In the uniserial enamel the best reinforcement against the incisally inclined tensile stresses in Y and Z directions, has been noticed. The incisally inclined HSBs are almost parallel to the tensile stresses (fig. 18). The cracks, thus produced are oriented almost at the right angle to the HSBs. The orientation of the IPM crystallites prevents failures in the third dimension and makes the structure stable in all the three orthogonal directions (KOENIGSWALD, 1990). This structure is stable even if cracks appear at low angle with the HSBs. In this condition, the IPM and the single prism wide HSBs will soon transmit the crack into next decussating band where it will stop soon due to change in the original direction of cracks (KOENIGSWALD, et al., 1987).

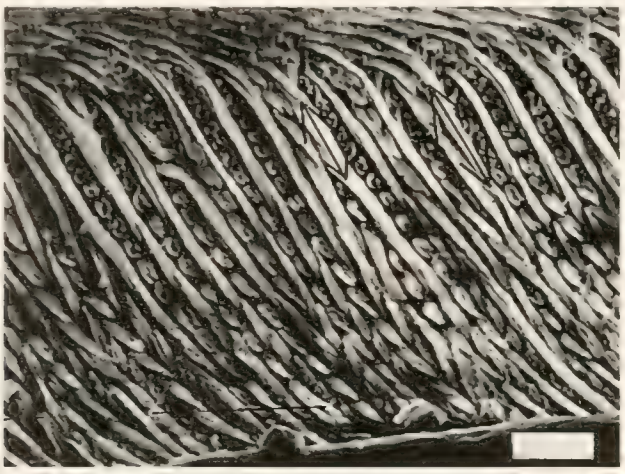


Fig. 17: Uniserial arrangement of the enamel as observed in a longitudinal section of the incisor enamel of *Mus musculus* (House Rat), showing distribution of the HSBs and the outer enamel. Arrow marks the direction of the maximum tensile stresses observed in the rodent incisor enamel under the gnawing load condition. Scale bar = 10 microns. Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the left side of the photograph.

Fig. 18: Longitudinal section of the incisor enamel of *Mus musculus* (House Rat), showing arrangement of the outer enamel prisms and the Inter Prismatic Matrix (IPM). Scale bar = 5 microns. Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the left side of the photograph.

Fig. 19: Uniserial arrangement of the enamel as observed in a longitudinal section of the incisor enamel of a murid rodent, showing distribution of the HSBs. Arrow marks the direction of the maximum tensile stresses observed in the rodent incisor enamel under the gnawing load condition. Scale bar = 50 microns. Anterior part (incisal direction) of the incisor is towards the right side of the photograph.

Fig. 20: Longitudinal section of the incisor enamel of a murid rodent, showing arrangement of the prisms in HSBs. Scale bar = 10 microns. Anterior part (incisal direction)of the incisor is towards the left side of the photograph.

Conclusions

From the present study of rodent incisors the following conclusions have been drawn :

1 Curvature of the incisor helps in dissipating the high magnitude of stresses to the cervical end i.e. into the bone from where incisors erupt.

2 In rodent incisors tensile stresses were noticed under gnawing load conditions. The stresses were found to be incisally inclined from EDJ and were oriented mainly in Y and Z directions of the enamel width and the thickness.

3 The changes in the microstructure of rodent incisor enamel of successive ages (from Eocene to recent) are in response to a need for a better reinforced structure against the gnawing stresses.

4 Stress response in all the three types of incisor enamel suggests that the pauciserial type of enamel in comparison to the multiserial and the uniserial, is least effective in stopping incisally inclined stresses produced due to gnawing load condition.

5 The uniserial type of enamel provides the best reinforcement against incisally inclined tensile stresses. Its single prism wide HSBs provide an increased stability against any kind of stresses, in comparison to 4-7 prisms wide HSBs in multiserial enamel.

Acknowledgements

Author is grateful to Prof. Ashok Sahni (CAS in Geology, Panjab Universiy , Chandigarh, India), Dr. S. A. Jafar (Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow, India) and Prof. H. H. Schleich (Fuhlrott Museum, Wuppertal, Germany) for reading the text and offering valuable suggestions. Dr. Rajeev Patnaik (CAS in Geology, Panjab University, Chandigarh) provided *Mus* dental material for the present study. Dr. Adeel Ahmad (Nizam College, Hyderabad) very kindly provided facilities for the experimental analyses using UTM. Financial assistance provided by Department of Science and Technology, New Delhi under the young scientist scheme (SR/SY/A-09/94) and DAAD, Bonn for post-graduate studies in Wuppertal, Germany, is gratefully acknowledged. Laboratory facilities for the work were provided by the Head, Geology Department, Lucknow University, India and the Director, Fuhlrott Museum, Wuppertal, Germany.

Literature

Boyde, A. (1976): Enamel structure and cavity margins. Operative Dentistry, **1**(1): 13-28.

Boyde, A.; Fortelius, M.; Lester, K.S. & Martin, L. B. (1988): Basis of the structure and development of mammalian enamel as seen by scanning electron microscopy. Scanning Microscopy, **2**: 1479-1490.

Flynn, L.J.; Nevo, E. & Heth, G. (1987): Incisor enamel microstructure in blind mole rats: Adaptive and phylogenetic significance. Journ. Mammology, **(3)**: 500-507.

Fortelius, M. (1984): Vertical decussation of enamel prisms in lophodont ungulates. In: Fearnhead, R.W. & Suga, S. (eds.): Tooth Enamel, IV: 427-431; Amsterdam (Elsevier).

Fortelius, M. (1985): Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. Acta Zoologica Fennica, **180**: 1-76.

Greaves, W.S. (1973): The inference of jaw motion from tooth wear facets. Journ. Paleontol., **47**: 1000-1001.

Keil, A. (1966): Grundzüge der Odontologie. **2**, Aufl., Berlin (Borntraeger).

Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzmuster and morphology in the molars of Arvicolidae (Rodentia). Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges., **539**: 1-129.

Koenigswald, W. v. (1985): Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In : Luckett W.P., Hartenberger, J. L. (eds): Evolutionary Relationships among Rodents: A Multidisciplinary Analysis. NATO ASI Ser. A Life Sciences, **92**: 403-422; New York (Plenum Press).

Koenigswald, W. v. (1990): Ein ungewöhnliches Schmelzmuster in den Schneidezähnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **190**: 53-73.

Koenigswald, W. v. (1992): Tooth enamel of cave bear (*Ursus spelaeus*) and relationship between diet and enamel structures. In: Forsten, A., Fortelius, M., & Werdelin L. (eds.): Memorial vol. Björn Kurtén, Annales Zool. Fennica.

Koenigswald, W. v. & Clemens, W. A. (1992): Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. Scan. Microscopy, **6**: 195-218.

Koenigswald, W. v. & Pfretzschner, H. U. (1991): Biomechanics in the enamel of mammalian teeth. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.): Constructional Morphology and Evolution: 113-125; Berlin, Heidelberg (Springer).

Koenigswald, W. v.; Rensberger, J. M. & Pfretzschner, H. U. (1987): Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. Nature, **328**: 150-152.

Korvenkontio, V. A. (1934). Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven, und Hinweise auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. Annales zoologici societatis Zoologicae.- Botanicae. Fennicae. Vanamo., i-xiv, 1-274.

Martin, T. (1990a): Herkunft der caviomorpen Nagetiere Südamerikas: Hinweise aus dem Inzisiven-Schmelz. Nachr. Dt. Geol. Ges, **43**: 61-62.

Martin, T. (1990b): Schmelzstruktur in den Inzisiven alt und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. Palaeovertebrata, Memoir, Extra : 1-168.

Martin, T. (1993): Early rodent Incisor Enamel Evolution: Phylogenetic Implications. Journ. Mammal. Evol., **1**: 227-254.

Marx, A. (1995): Analysis of masticatory stresses in hypsodont molars of herbivores by finite element modelling. In: J. Moggi-Cecchi (ed.): Aspects of Dental Biology: 129-146.

Pfretzschner, H. U. (1988): Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In: Russell, D. E. et al.(eds): Mem. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, **53**: 133-143.

Pfretzschner, H. U. (1992): Enamel microstructure and hyposodonty in large mammals. In: P.Smith & E. Tchernov (eds.): Structure, Function and Evolution of Teeth.: 147-162; London and Tel Aviv (Freund Publishing House).

Pfretzschner, H. U. (1994): Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Großsäugern. Palaeontographica, **234**: 1-169.

Rensberger, J. M. (1973): An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. Journ. Paleontol., **47**: 515-528.

Rensberger, J. M. (1987): Cracks in fossil enamels resulting from premortem vs. postmortem events. Scan. Microscopy, **1**: 631-645.

Rensberger, J. M. (1992): Relationship of chewing stress and enamel microstructure in rhinocerotoid cheek teeth. In: P. Smith et al. (eds.): Structure, Function and Evolution of Teeth: 163-183.

Rensberger, J. M. (1993): Adaptation of enamel microstructure to differences in stress intensity in the Eocene perissodactyl *Hyracotherium*. In: I. Kobayashi et al. (eds.): Struc. For. Evol. Fossil Hard Tissues: 131-145.

Rensberger, J. M. (1995a): Determination of stresses in mammalian dental enamel and their relevance to the interpretation of feeding behaviours in extinct taxa. In: J. Thomason (ed.): Funct. Morphol. Verteb. Paleont.: 151-172.

Rensberger, J. M. (1995b): Relationship of chewing stresses to 3-D geometry of enamel microstructure in rhinocerotoids. In: J. Moggi-Cecchi (ed.): Aspects of Dental Biology: 129-146.

Rensberger, J. M. & Koenigswald, W. v. (1980): Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. Paleobiology, **10**: 439-452.

Rensberger, J. M. & Pfretzschner, H. U. (1992): Enamel structure in astrapotheres and its functional implications. Scan. Microscopy, **6**: 495-510.

Sahni, A. (1980). SEM studies of Eocene and Siwalik rodent enamels. Geoscience Journ,. **1** (2): 21-30.

Wahlert, J. H. (1989): The three types of incisor enamel in rodents. In: Black C. C. & Dawson, M. R. (eds.). Papers on fossil rodents in honour of A. E. Wood. Science Series Natural History Museum of Los Angeles County, **33**: 7-16.

Waters, N. E. (1980): Some mechanical and physical properties of teeth. In: Symposia of the society for experimental Biology **34**, The mechanical properties of biologic materials: 99-135; Cambridge (CambridgeUniversity Press).

Mitt. Bayer. Staatssig. Paläont. hist. Geol.	38	227–242	München, 15. 12. 1998

Propagation of Cracks and Structural Reinforcement in the Enamel of Arvicolid Molars (Mammalia, Rodentia)

By Rahul Srivastava* and Bahadur Singh Kotlia**

With 19 figures

Abstract

Various crack patterns in the dental enamel of the lower first molars (M_1s) of the fossil and recent arvicolid rodents are studied. This work demonstrates the presence of various premortem and postmortem cracks in the enamel and its 2-D effect in different types of enamel patterns, viz., radial enamel, tangential enamel and lamellar enamel in the M_1s of arvicolids. The study suggests that the vertical cracks propagating across the molars are effectively stopped only by lamellar enamel which provides the best reinforcement against such cracks. Radial enamel and tangential enamel fail to stop or divert such kind of cracks produced in the enamel. A qualitative as well as quantitative development of lamellar enamel has been observed throughout the evolutionary history of arvicolid rodents. The lamellar enamel is found to occupy the minimum portion of total enamel area of the M_1s of *Kilarcola indicus* (2,4 Ma in age) and maximum in the recent arvicolids such *as Microtus juldaschi, M. sikimensis* and *Alticola roylei.* Radial enamel has been found to be quantitatively highly developed in *Kilarcola* but in later genera viz., *Alticola* and *Microtus*, it is found to be restricted to the push sides of cutting edges. This kind of pattern may be significant as far as the type of food and dietary diversity is concerned.

Kurzfassung

Unterschiedliche Belastungsstrukturen im Zahnschmelz der ersten Unterkiefermolaren (M_1s) fossiler und rezenter arvicolider Rodentier wurden untersucht. Die Existenz verschiedener prä- und postmortaler Frakturen im Schmelz und deren 2-D-Effekt unterschiedlicher Schmelzmuster, radialer Schmelz, tangentialer Schmelz und lamellärer Schmelz, der M_1 von Arvicoliden wird dargestellt. Anhand der Untersuchungen läßt sich rückschließen, daß Längsfrakturen an Molaren effektiv nur vom lamellären Schmelz gestoppt werden. Radiale und tangentiale Schmelzstrukturen können solche Belastungen hingegen weder aufhalten noch ableiten. Sowohl eine quantitative als auch qualitative Entwicklung lamellärer Schmelzstrukturen konnte für die Entwicklungsgeschichte arvicolider Rodentier beobachtet werden. Der Minimalteil von lamellären Schmelzstrukturen am Gesamtschmelzaufkommen der M_1 fand sich bei *Kilarcola indicus* (2,4 Ma alt), der Maximalanteil bei rezenten Arvicoliden wie

* Dr. Rahul Srivastava, Dept. of Geology, Lucknow University, Lucknow, India Present Address: Fuhlrott Museum, Auer Schulstrasse 20, 42103, Wuppertal , Germany

** Dr. B. S. Kotlia, Dept. of Geology Kumaun University, Nainital, India

Microtus juldaschi, M. sikimensis und *Alticola roylei*. Radiale Schmelzstrukturen wurden in mengenmäßig hoher Beteiligung bei *Kilarcola*, nicht aber bei nachfolgenden Gattungen wie *Alticola* und *Microtus* gefunden und an den Druckzonen der Schneidekanten nachgewiesen. Diese Muster mögen als aussagekräftig, sowohl für die Art als auch das Spektrum der Nahrung gelten.

Introduction

Mammalian dental enamel demostrates the biological advantages of hardness and wear resistance in occlusal plane. Enamel takes most of the pressure and load exerted on the occlusal surface (Boyde, 1989), and hence shows its functional significance. But, the enamel is a brittle material and due to the brittleness, it requires the presence of underlying dentine to transmit and dissipate the occlusal forces (Boyde, 1985; Ten Cate, 1989; Lin & Douglas, 1994).

Scanning electron microscope studies of mammalian dental enamel have showed various kinds of enamel microstructure in different groups of mammals. This variation is mainly due to the difference in the arrangement of enamel prisms which are bundles of fibres of apatite crystallites (Boyde et al. 1988; Pfretzschner 1988).

Complexities in the microstructure of mammalian dental enamel have been studied in detail by various workers (lately by Koenigswald & Clemens, 1992; Rensberger & Pfretzschner, 1992; Martin 1993; Srivastava, 1993 and Koenigswald et al. 1994). Several attempts are made to understand the functional significance of complexities in mamalian dental enamel (Rensberger, 1973, 1992, 1993, 1995a, 1995b; Pfretzschner, 1994; Hojo, 1996,; Srivastava et al. ms.). The role of Hunter Schreger Bands (HSB) in mammalian dental enamel has clearly been indicated by Koenigswald et al., (1987). The HSBs appear in longitudinal section of dental enamel as bands of decussating prisms of apatite crystallites. The crystallites of Interprismatic Matrix (IPM) in HSBs may follow the prisms or may be in right angles to the decussating bands of the prisms. The HSBs are interpreted as strengthening devices which prevent propagation of hairline cracks at higher load conditions. The enamel microstructure and arrangement of HSBs vary in different groups of mammals (Koenigswald & Clemens, 1992). The rodent incisor enamel possesses the most derived and complicated microstructure among all the mammals. The presence of HSBs in rodents is the only exception to the general observation of absence of HSBs in small mammals (Koenigswald, 1985; Koenigswald et al. 1987).

In the rodent incisors, the enamel is an outer layer which covers the dentine only from the anterior side. The HSBs occupy the inner half (i.e, towards the enamel and dentine junction) of the total enamel thickness (Portio Interna) and are at steep angles to the Enamel-Dentine Junction (EDJ). The outer enamel (Portio externa) lack HSBs and instead there is a radial enamel in which the long axes of the enamel prisms are oriented radially from the EDJ as seen in a horizontal plane and the prisms rise occlusally towards the enamel surface as seen in a vertical plane (Koenigswald & Clemens, 1992). The radial enamel characterises the cutting edge of the enamel (= tip of the incisors) also, where the HSBs may be worn away due to continuous wear of the evergrowing incisors of the rodents. This kind of 'schmelzmuster' (three dimensional arrangement of one or several different enamel types in the enamel band) can be observed in most of the rodent families except the family Arvicolidae.

The members of the Arvicolidae (voles and lemmings) possess slightly different arrangement of prisms in their dental enamel.

Arvicolids in general are characterised by having one slender incisor and three hypsodont (high crowned) and rootless molars in both upper and lower jaws. At least five lineages (Lemminae, Dicrostonychinae, Lagurinae and *Arvicola* and *Microtus*) possess rootless molars,

however a few less derived genera such as *Ellobius or Prometheomys, Clethrionomys, Mimomys, Kilarcola* etc. possess rooted molars (KOTLIA & KOENIGSWALD 1992, KOENIGSWALD et al., 1994).

The enamel in the arvicolid incisors is characterised by highly specialised uniserial enamel (KOENIGSWALD et al., 1994), in which one prism wide HSBs occupy the portio interna, and the radial enamel occupies the portio externa. In fact, most of the myomorphs and sciuromorphs in the extant fauna are characterised by the uniserial HSBs (KOENIGSWALD et al. 1993).

Arvicolid molars differ from most of the cricetids and murids in possessing a very complex Schmelzmuster (KOENIGSWALD 1980, 1982). The molars are characterised by deep re-entrant folds of synclines separating the occlusal surface into alternating dentine triangles with enamel bands. In the lower molars, the dentine triangles have a concave mesial side and a convex distal side. According to propalinal movement of the jaw during mastication, the chewing forces meet the dentine triangles in the lower jaw from the concave mesial side which is termed as the leading edge. The convex distal side is known as trailing edge. The leading edge is composed of inner lamellar enamel (uniserial HSBs) and outer radial enamel. In contrast to this, the trailing edge possesses inner radial enamel and outer tangential enamel (KOENIGSWALD, 1980, 1982; KOTLIA & KOENIGSWALD, 1992).

Lamellar enamel is composed of single layered HSBs (one prism wide HSBs, the uniserial HSBs) parallel to the chewing surface. Prisms of one band cross the prisms of neighbouring bands at right angles. The interprismatic matrix is also present between the prisms which strengthens the enamel in the third direction (KOENIGSWALD, 1980).

In radial enamel, the prisms have parallel orientation and form a steep angle with the chewing surface. The interprismatic matrix crosses prisms approximately at right angles. In tangential enamel, the arrangement of prisms is like that of in the radial enamel but the prisms in the former are arranged parallel to the chewing surface.

The arvicolid enamel pattern is closely related to the stress pattern during mastication (KOENIGSWALD 1977, 1980, 1982). The leading edge and apex of dentine triangles bear most of the stresses during mastication. Hence, the enamel pattern in the leading edge and at the apex of the dentine triangles is such that they can withstand various tensile stresses. These tensile stresses may be responsible for the development of cracks perpendicular to them (KOENIGSWALD et al., 1987).

The objective of the present work is to study the nature and propagation of cracks in various enamel bands of arvicolid molars and to analyse the behaviour of different enamel patterns.

Prior to this study, the functional properties of lamellar enamel and radial enamel in arvicolid molars have been discussed by KOENIGSWALD & MARTIN (1984). The crack stopping mechanism of lamellar enamel has also been suggested by various workers (KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER,1987, 1991; PFRETZSCHNER, 1988, 1994). The present paper provides data on the arvicolids, recently described by KOTLIA & KOENIGSWALD (1992).

We have observed that the premortem vertical cracks across the tooth (in first molars) are affected only by the lamellar enamel. Wherever lamellar enamel appears, the cracks are either stopped or diverted into another direction. In contrast to this, where tangential or radial enamel is present, the cracks travel throughout the enamel width without much hindrance or diversion from their original path.

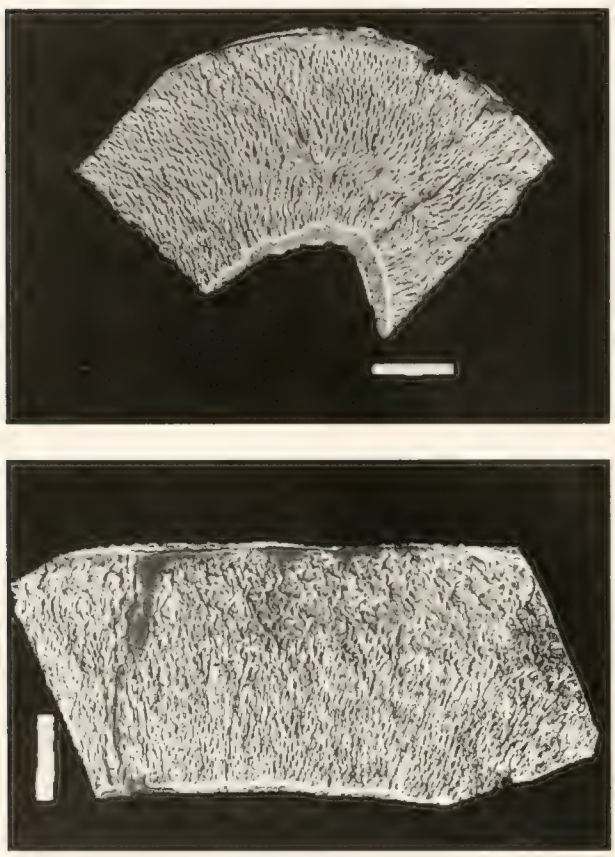
Materials and Methods

The fossil as well as recent arvicolids of different ages are studied. The material for the present study comprises the first lower molars of *Kilarcola indicus* (No. KH/146, 2,4 Ma in age), *K. indicus sahnii* (No. KH/157, 2,4 Ma), *K. kashmiriensis* (No. KH/719, 1,6 Ma), *Alticola roylei* (No. 64A, recent), *Microtus juldaschi* (No. 4973, recent) and *M. sikimensis* (No. 5091, recent).

The horizons yielding *Kilarcola indicus* and *K. kashmiriensis* have been dated to 2,4 Ma and 1,5 Ma (KOTLIA & KOENIGSWALD 1992; KOTLIA & SAHNI 1993, KOTLIA, 1994). *Microtus juldaschi, M. sikimensis* and *Alticola roylei* are the recent forms studied by us. A detailed phylogeny of the studied genera using cladistic analysis and constructing a cladogram was done by KOTLIA & KOENIGSWALD (1992). The analysis approves the stated phylogenetic relationships among the arvicolid genera.

The specimens were embedded in artificial resin and polished on the occlusal surface. After polishing, the specimens were very briefly etched with 2N hydrochloric acid for 2-3 seconds to make the internal structure of the enamel of fossil molars visible. The treatment was done taking full care that the process does not affect original crack patterns (premortem crack patterns). For recent arvicolid molars, a brief etching with hydrogen peroxide was found to be effective. The teeth were then gold coated to make the surface conducting. The microstructure of the dental enamel was observed under the Scanning Electron Microscope (SEM) at various magnifications ranging between 100 - 10.000.

The material under study is catalogued in the paleontological laboratory, Geology Department, Kumaun University, Nainital under the possession of the second author.



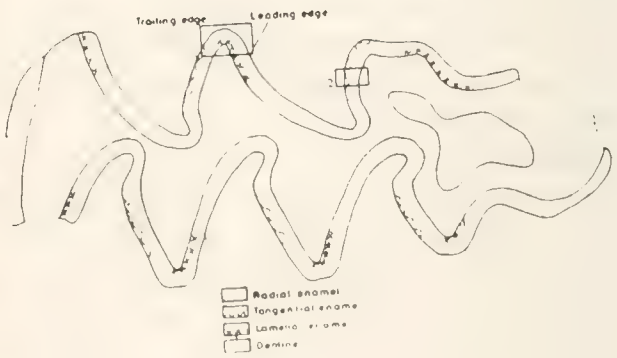


Fig. 1: Occlusal view of polished and etched enamel band of *Kilarcola indicus*. The presence of outer radial enamel and inner discrete lamellar enamel is clearly visible on anticline and leading edge. Most of the cracks travel throughout the thickness of radial enamel and are stopped only in discrete lamellar enamel. Bar = 30 µm.

Fig. 2: Occlusal view of polished and etched enamel band of M_1 of *Kilarcola indicus*. The trailing edge is occupied by tangential enamel on the outer side and redial enamel on the inner side. The outer tangential enamel and the inner radial enamel do not provide reinforcement against the vertical cracks. The cracks travel throughout the width of the enamel band without any hindrance.

Observations

Various hairline cracks have been observed in lower first molars of various genera of arvicolid rodents. Most of the cracks are assigned to that of premortem origin. The cracks are mostly concentrated in the area of molar anticline and around the leading edge (postmortem cracks are randomly distributed); they show worn and rounded edges possibly resulting from chewing abrasion (RENSBERGER, 1987). The postmortem cracks caused by post burial stress concentrating impacts are mostly hertzian cracks, median cracks or lateral cracks (RENSBERGER, 1987) whereas drying of teeth produces cracks oriented in different directions just like mud cracks and other shrinkage cracks (RENSBERGER, 1987). In arvicolid molars, postmortem cracks are found to be absent. However a few thick cracks and the cracks originating from dentine side are assigned to that of postmortem origin (discussed elswhere in the text).

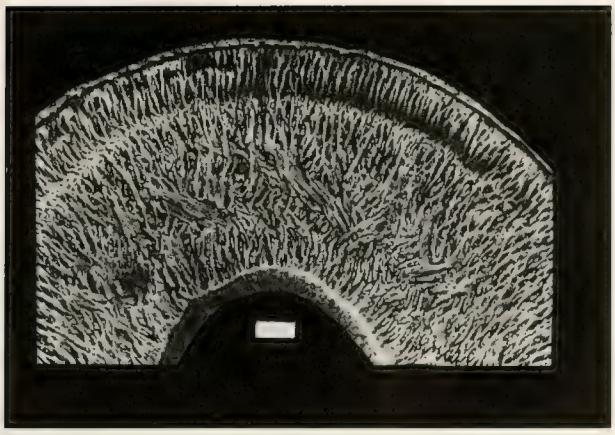
In *Kilarcola indicus*, the leading edges comprise radial enamel on the outer side. On the inner side as well as on dentine triangles and around the *Mimomys*-Kante (*Mimomys* edge on the anterior loop), lamellar enamel is present which extends into leading edges for a short distance. The lamellar enamel occupies about one third of the total thickness of the enamel on the apex of the dentine triangles and comparatively more around the *Mimomys*-Kante. The trailing edges are mostly occupied by the radial enamel. The primitive outer tangential enamel occupies between one-forth and half of the enamel thickness. The posterior loop is mainly composed of radial enamel of about 30-40% outer primitive tangential enamel. Occasionally, the tangential enamel is overlain by a thin layer of radial enamel. The enamel pattern in the subspecies *K. indicus sahnii*, is similar to that in *K. indicus*. The leading edge is made up mainly of radial enamel and the trailing edge consists of radial and tangential enamel. This simply constructed enamel pattern is called as 'isoknem enamel pattern' (KOTLIA & SAHNI, 1993). Discrete (not fully developed) lamellar enamel is present on the apices of the anticlines, extending for a little into the leading edges.

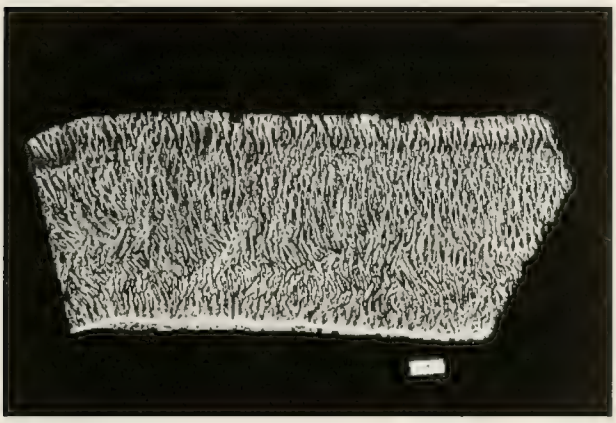
We observe that the cracks oriented vertically to the occlusal surface in the M_1s of *Kilarcola indicus* affect the radial enamel mostly on the dentine triangles and leading edges. The cracks as can be seen in figs. 1 & 2, travel throughout the radial enamel without changing much of their direction of propagation. It is significant to note here that the cracks do not divert from their initial direction of propagation. They follow an interprismatic path along the prisms' boundary on the chewing surface. In case of comparatively thicker cracks (postmortem artificial cracks, fig. 2), they travel straight without discriminating between prisms and prism boundaries (as the magnitude of tensile stresses exceeds the tensile strength of the enamel prisms). In fig. 1, a crack apparently originating from the inner side of enamel follows a path along prisms' boundary in discrete lamellar enamel. The cracks which originate from the inner side of tooth, i.e., from inner dentine, are not common and are very unusual (postmortem artificial cracks). Discrete lamellar enamel shows least measure to protect the tooth from such cracks. In the subspecies *K. indicus sahnii*, a number of hairline cracks can be observed originating from outer radial enamel. In radial enamel, the cracks do not meet any reinforcement pattern and thus extend throughout the thickness of radial enamel and travel deep up to the discrete lamellar enamel. They are stopped only at discrete lamellar enamel (fig. 3).

In *Kilarcola kashmiriensis*, the Schmelzmuster is made up mainly of radial enamel. Lamellar enamel is well developed on the apex of dentine triangles occupying more than one-third of the total enamel thickness. It extends in the form of discrete lamellar enamel for more than half way on the leading edge. The trailing edge possesses an inner radial enamel and occasional an outer tangential enamel. Tangential enamel begins near the apex and extends more than half way into the trailing edges.

Vertical cracks across the molars are well developed on the apex of the dentine triangles and

D
R
T





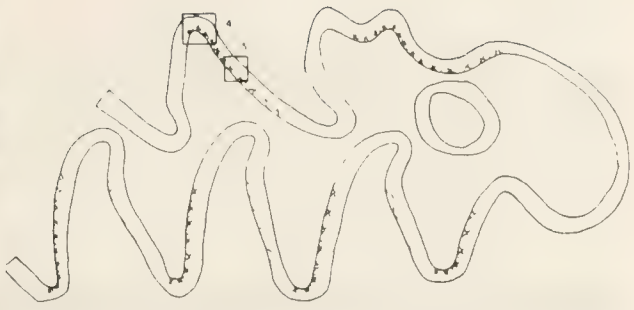


Fig. 4: Occlusal view of polished and etched enamel band on anticline of M_1 of *Kilarcola kashmiriensis* showing a progressive development of schmelzmuster in phylogenetic sequence. The radial enamel is present on the outer margin and discrete lamellar enamel on the inner margin. The vertical cracks in lamellar enamel are soon stopped due to change in their original direction of propagation. The outer false layer in the radial enamel is due to the Retzius lines and does not show any structural significance. Bar = 10 μm.

Fig. 5: Occlusal view of polished and etched enamel band in leading edge in M_1 of *Kilarcola kashmiriensis*. The radial enamel is present in the outer portion and discrete lamellar enamel is present in the inner portion of the enamel band. Several hairline cracks cross the radial enamel and reach to the lamellar enamel where they are stopped by the HSBs. Bar = 10 μm.

leading edge (figs. 4 & 5). They travel throughout the radial enamel without much deviation of their initial direction of propagation. As soon as the cracks reach lamellar enamel, they turn in the direction of the prisms' orientation and follow different directions forming inverted 'Y' shaped patterns (fig. 4). On the other hand such cracks do not meet lamellar enamel on trailing edges and hence travel throughout the thickness of enamel.

Microtus juldaschi shows highly developed and modified lamellar enamel which occupies around two-thirds of the inner side of total enamel thickness on the apex of the dentine triangles. The remaining outer one-third is occupied by radial enamel. On the trailing edges,

---

Fig. 3: Occlusal view of polished and etched enamel band of M_1 of *Kilarcola indicus sahnii*. The radial enamel occupies the outer portion of enamel at the summit of the anticline and in the leading edge; the inner portion of enamel is occupied by discrete lamellar enamel. In the trailing edge the radial enamel occupies the inner portion of the enamel, whereas the outer portion is occupied by tangential enamel. Several vertical hairline cracks travel through the enamel band which are stopped only by discrete lamellar enamel. The cracks of high intensity (artificial cracks created by grinding process) are neither affected by radial enamel and tangential enamel nor by lamellar enamel. D = dentine, R = radial enamel, T = tangential enamel, L = lamellar enamel. Bar = 30 μm.

radial enamel changes its position to the inner margin and occupies half of the total enamel thickness. The remaining half is occupied by tangential enamel.

The vertical cracks in M_1s of *Microtus juldaschi* travel straight in radial enamel, and as they reach lamellar enamel they follow the direction of lamellar enamel prisms. When they enter a lamellar enamel band, which is parallel to the direction of cracks, they follow the bands' direction and damage the enamel until they meet a decussating band (fig. 6). The cracks which are several HSBs wide are split up into two components by HSBs (figs. 7 & 8). These crack components are inclined to the tension forces and therefore stop soon (KOENIGSWALD et al. 1987).

In *Microtus sikimensis*, the inner lamellar enamel occupies about 50% of the total enamel thickness throughout the leading edge and about 70% near the apices of the dentine triangles (KOTLIA & SAHNI, (1993). When compared to *M. juldaschi*, the lamellar enamel penetrates more deeply into the trailing edge in *M. sikimensis*. The radial enamel is well developed on synclines and trailing edges but is incipient on the posterior loop. The outer tangential enamel is

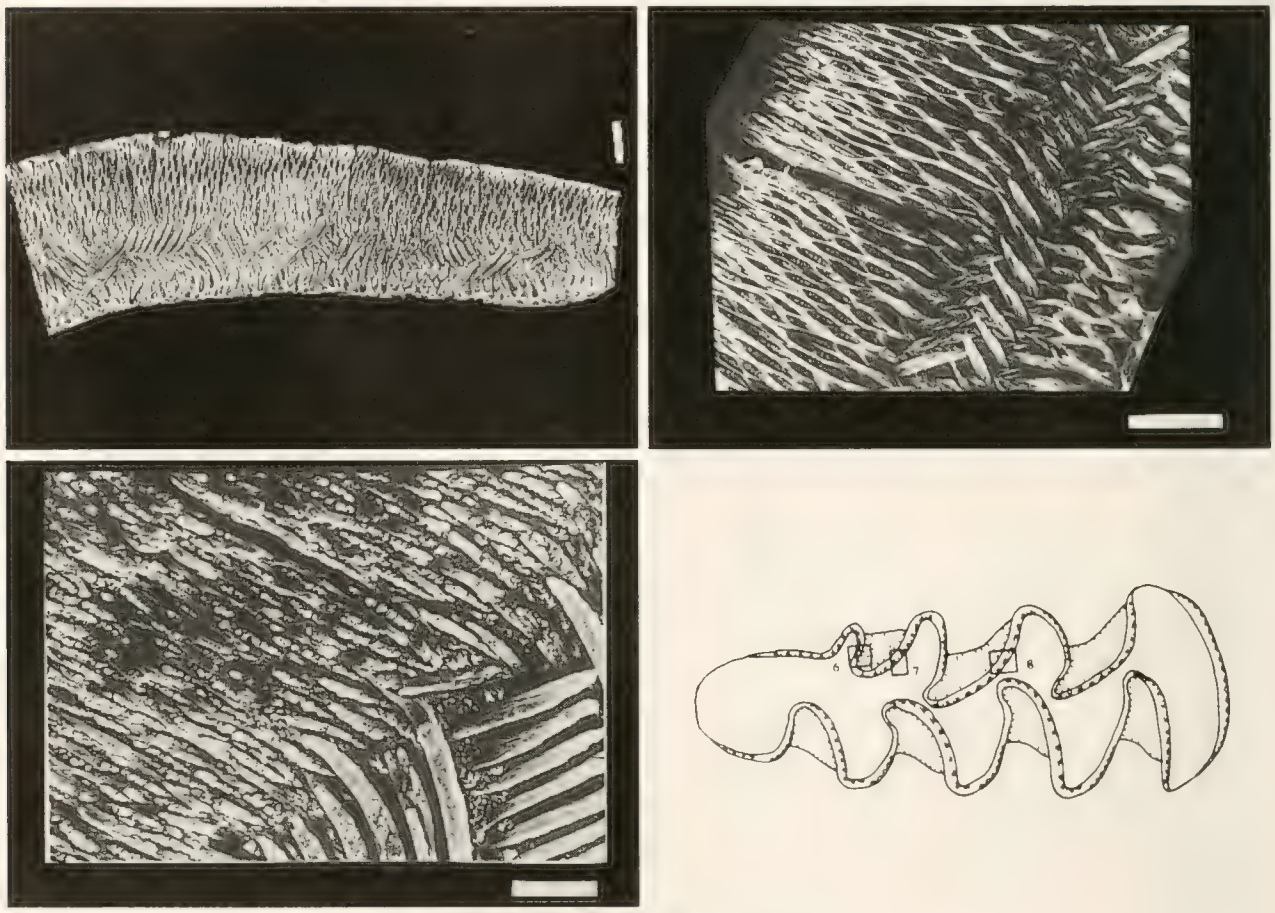


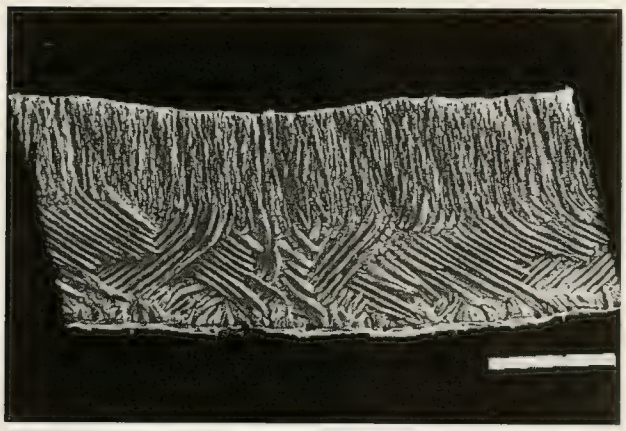
Fig. 6: Occlusal view of polished and etched enamel band in M_1 of *Microtus juldaschi*. The vertical cracks do not cross the lamellar enamel, whereas they travel throughout the thickness of the radial enamel. Bar = 10 µm.

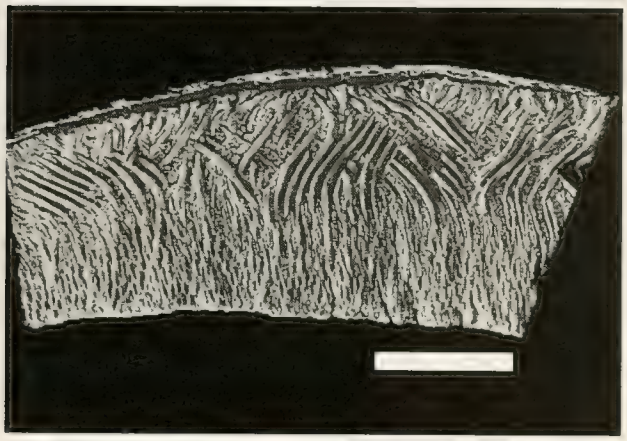
Fig. 7: Occlusal closer view of polished and etched enamel band in the leading edge of M_1 of *Microtus juldaschi* showing propagation of a crack in the radial enamel. As soon as the crack reaches the lamellar enamel it meets a decussating band which makes an angle with the direction of the crack. The crack stops due to a change in the direction of its propagation and it does not extend in the lamellar enamel. Bar = 10 µm.

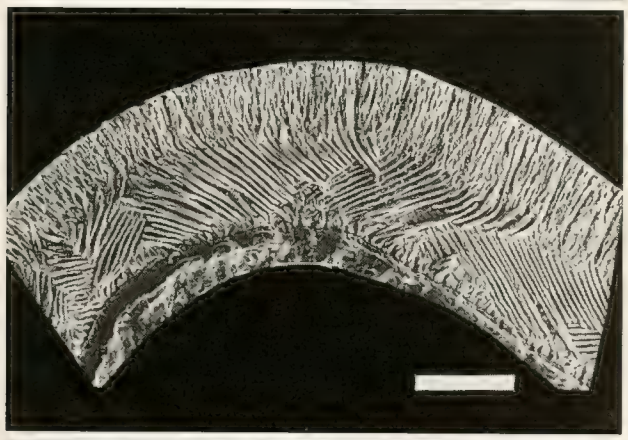
Fig. 8: Occlusal view of the enamel band in the leading edge of M_1 of *Microtus juldaschi* demonstrating the crack stopping mechanism in lamellar enamel. A vertical crack runs throughout the thickness of the radial enamel but it is stopped/diverted by prisms of lamellar enamel.. Note the orientation of lamellar enamel prisms making an angle with the crack orientation. Bar = 5 µm.

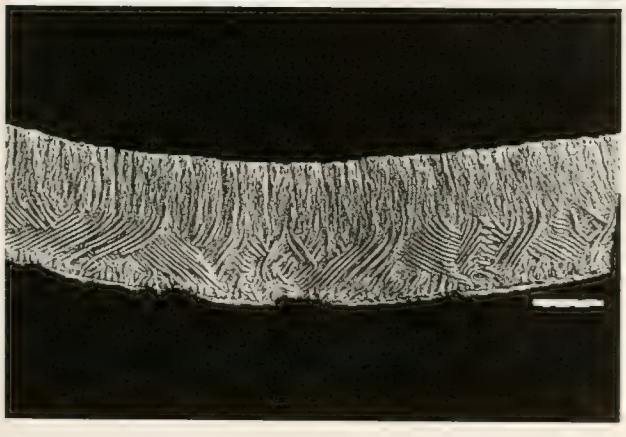
comparatively less developed in *M. sikimensis* compared to that in *M. juldaschi* (figs. 9 & 10). It occupies about 30-55% of the total enamel thickness on synclines (KOTLIA & SAHNI, 1993).

The vertical cracks in *M. sikimensis* are very effectively stopped at lamellar enamel. Fig. 11 shows several hairline cracks on the anticlinal area. The vertical hairline cracks enter only in the radial enamel. In lamellar enamel either they are stopped or they take the direction of lamellar









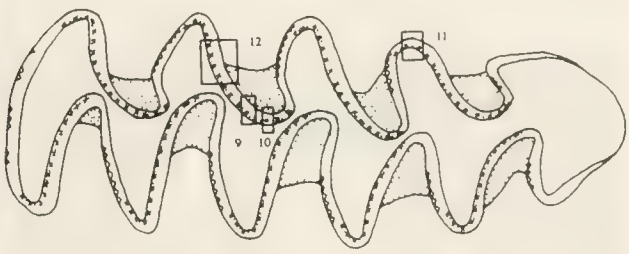


Fig. 9: Occlusal view of the enamel band in the leading edge of M_1 of *Microtus sikimensis*. The lamellar enamel extends more deeply in the leading edge. Several hairline cracks are propagating in the radial enamel; They are split up by HSBs and their direction is changed as they enter lamellar enamel. Bar = 30 µm.

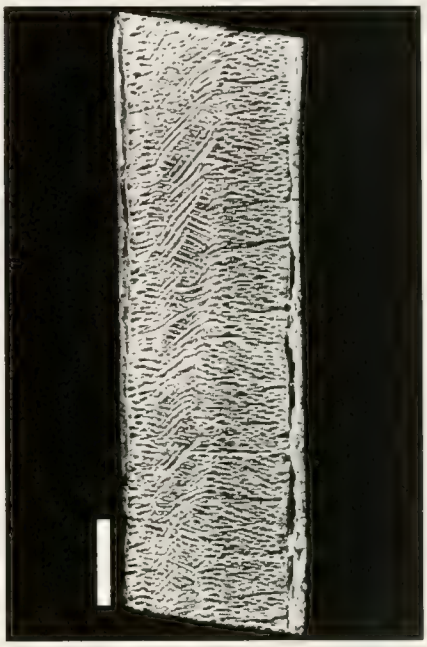
Fig. 10: Occlusal view of the enamel band in the leading edge in M_1 of *Microtus sikimensis*. Lamellar enamel occupies about 50% of the total enamel thickness. Bar = 30 µm.

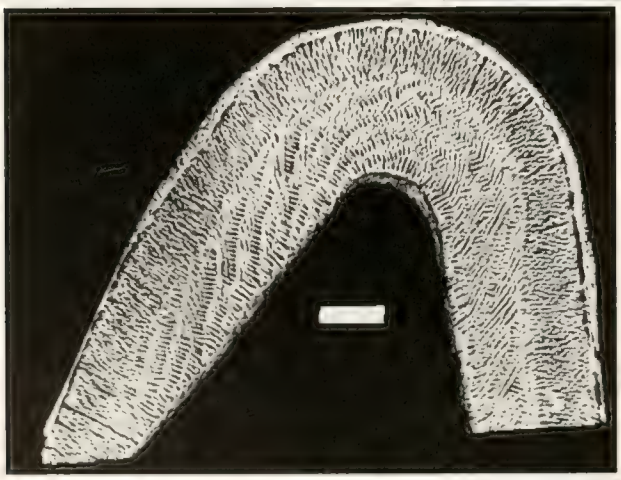
Fig. 11: Occlusal view of the enamel band on an anticline of M_1 of *Microtus sikimensis*. The lamellar enamel occupies about 70% of the total enamel thickness. The lamellar enamel extends for some distance into the trailing edge also. The cracks travel throughout the radial enamel; they change their direction of propagation as they enter the lamellar enamel. In lamellar enamel the cracks follow an interprismatic path in the direction of prism orientation. Bar = 30 µm.

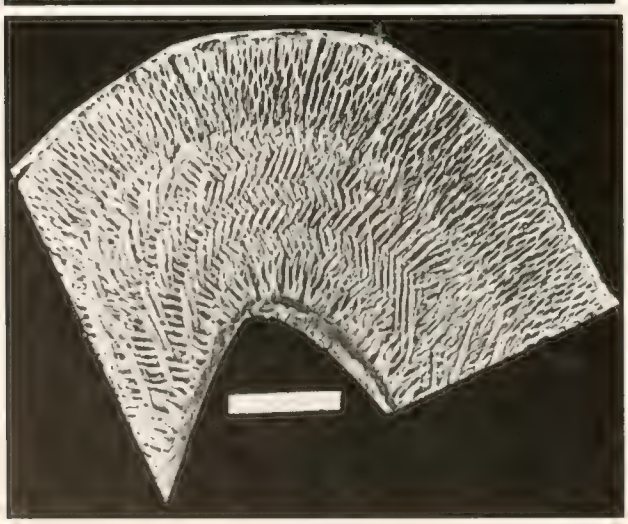
Fig. 12: Occlusal view of the enamel band in the leading edge of M_1 of *Microtus sikimensis*. Radial enamel and lamellar enamel occupy 50% of total enamel thickness. Several hairline cracks are effectively stopped by lamellar enamel but they cross the entire width of radial enamel. Bar = 30 µm.

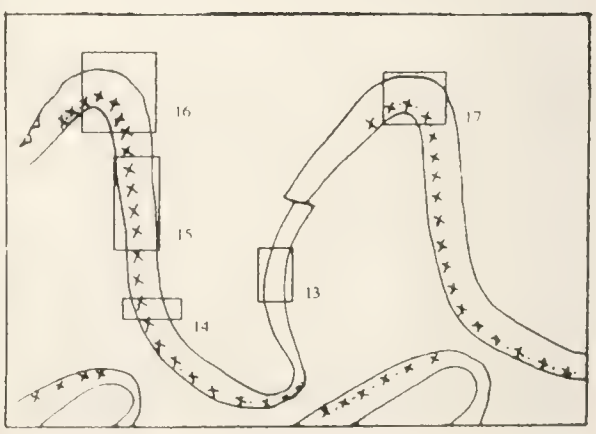
enamel prisms' bands (figs. 9 – 12). In lamellar enamel, prisms of one HSB are at a right angle to the neighbouring band. Therefore the hairline cracks do not cross one band and stop soon. This leaves the enamel least damaged and best protected from such cracks. In figs. 9 & 10, various hairline cracks are seen on the syncline area. Inner lamellar enamel HSBs help in stopping these cracks travelling deep down into the lamellar enamel from outer radial enamel.

In *Alticola roylei*, the lamellar enamel is highly developed and modified on the apex of dentine triangles and leading edges. It occupies more than three-fourth of total enamel thickness; the remaining one-fourth is occupied by radial enamel.









The cracks as can be seen in figs. 13 –18, pass throughout the radial enamel without much deflection from their initial path but as they reach the lamellar enamel they are stopped by decussating prisms (figs. 14 – 18). This mechanism has been found to be better developed in *Alticola roylei* compared to those in other arvicolids.

During mastication most of the load is taken by the enamel, hence the crack (as seen in the centre of fig. 18) originating from dentine is not possible, because to develop such cracks masticatory forces have to be applied on dentine which is very unlikely. Besides, most of the premortem cracks do not penetrate the dentine because the tensile strength of dentine is somewhat more than that of enamel (WATERS, 1980; RENSBERGER, 1987). This crack was created artificially during polishing. In fig. 19, several hairline cracks are seen originating from outer radial enamel. As soon as these cracks reach lamellar enamel they get bifurcated in a 'Y' shaped pattern and stop.

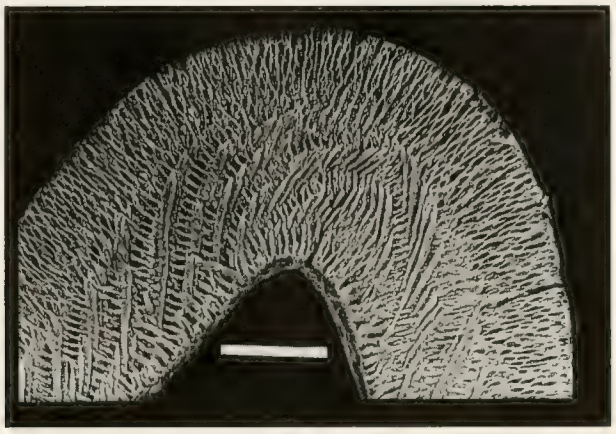


Fig. 18: Occlusal closer view of fig. 16 showing more clearly the orientation of cracks and HSBs in lamellar enamel. Bar = 30 µm.

Above observations suggest that the lamellar enamel plays an important role in the molars of arvicolids for stopping the vertical cracks in most effective manner. The presence of lamellar enamel is a derived condition in arvicolid molars and that is highly developed in *Alticola roylei* and *Microtus* and is comparatively less developed in *Kilarcola indicus*.

Fig. 13: Occlusal view of the enamel band in the trailing edge of M_1 of *Alticola roylei*. The entire trailing edge is dominated by radial enamel. The vertical cracks travelling through the enamel width remain unaffected. The radial enamel fails to stop these cracks and they damage the entire enamel width up to the enamel dentine junction. Bar = 10 µm.

Fig. 14: Occlusal view of the enamel band in the leading edge of M_1 of *Alticola roylei* showing crack stopping mechanism in lamellar enamel. A vertical crack is travelling throughout the thickness of the outer radial enamel, but at the boundary of radial and lamellar enamel the crack is being stopped by the decussating HSBs of lamellar enamel. The prisms of HSBs of lamellar enamel make an angle with the direction of the crack. The crack is getting diverted into another direction from its original direction of propagation. This crack looses its intensity due to a change in its original direction of propagation and stops soon. Bar = 10 µm.

Fig. 15: Occlusal view of the enamel band in the leading edge of M_1 of *Alticola roylei*. Lamellar enamel occupies more than half of the total enamel thickness. Several vertical hairline crtacks travelling across the radial enamel are being stopped at the junction of radial and lamellar enamel. Bar = 30 µm.

Fig. 16: Occlusal view of the enamel band on the anticline of M_1 of *Alticola roylei*. The radial enamel occupies about outer 30% and lamellar enamel occupies inner 70% of the total enamel thickness. Bar = 30 µm.

Fig. 17: Occlusal view of the enamel band on anticline of M_1 of *Alticola roylei* showing propagation and extension of several hairline cracks. Bar = 30 µm

Functional Interpretation

A number of cracks and their definite patterns have been observed in the first lower molars of arvicolid genera e.g. *Kilarcola indicus, Kilarcola kashmiriensis, Alticola roylei, Microtus juldaschi* and *M. sikimensis*. Earlier studies have suggested that the HSBs have evolved to resist the propagation of cracks which make an angle with the HSBs (RENSBERGER & PFRETZSCHNER, 1992). In arvicolid molars, maximum load during chewing process is taken by leading edges (KOENIGSWALD, 1982), which may cause tensile stresses, mostly around leading edges and molar anticlines. These stresses seem to be responsible for producing cracks in the enamel. The orientation of these cracks would be at right angles to the direction of major tensile stresses.

The vertical cracks, which are studied in the present work run across the enamel width in all the studied genera of arvicolid rodents.

In *Kilarcola indicus*, we observe that the cracks travel throughout the width of the radial enamel (fig. 2), but stop at discrete lamellar enamel where they meet the decussating prisms of the HSBs due to change in the direction of their propagation (KOENIGSWALD et al., 1987). In fig. 1, a crack is seen origniating from inner side of enamel i.e. from dentine side, this condition is not possible during mastication in natural condition (these cracks were created artificially during polishing process). In *Kilarcola indicus sahnii*, the cracks travel throughout the thickness of radial enamel and are stopped only in discrete lamellar enamel which is the very thin innermost enamel band present mainly on molar anticlines (fig. 3).

In *Kilarcola kashmiriensis*, the cracks travel throughout the width of the radial enamel and bifurcate as soon as they reach the lamellar enamel (fig. 4). This condition is better seen in *Microtus* and *Alticola* (figs. 6 – 9). At the boundary of radial enamel and lamellar enamel, the cracks run parallel to the prisms and choose a direction of lamellar enamel bands leaving a typical 'Y' shaped pattern. The branches of such cracks are inclined to the tension forces and therefore stop soon (KOENIGSWALD et al., 1987). This suggests that lamellar enamel produces the best reinforcing structure against the tensile stresses and plays an important role in resisting the cracks.

The prisms fibres (apatite crystallites) in single prism units are well developed and compactly arranged in lamellar enamel of *Microtus* in comparison to *Kilarcola*.

An increase in the thickness of lamellar enamel a decrease in the thickness of radial enamel (lower external index) has been observed in M_1s of *Microtus juldaschi* and *M. sikimensis* in comparison to *Kilarcola indicus*. If we observe an average development of lamellar enamel on molar anticlines and leading edges of M_1s of various arvicolid genera, we notice that in *Kilarcola indicus*, the lamellar enamel in form of discrete lamellar enamel, occupies about 40% of the total enamel thickness. In *K. kashmiriensis*, the lamellar enamel occupies about 60% of the total enamel thickness and it shows a better development of the lamellar enamel compared to that in *K. indicus*. *K. indicus* has been considered to have been evolved from European *Cseria* (a subgenus of *Mimomys*) which shows an identical enamel pattern on leading edge and molar anticline (KOTLIA & SAHNI, 1993; KOTLIA, 1994). On further advancing in the phylogenetic sequence of arvicolids, we observe that in extant species of arvicolids, i.e., in *Microtus juldaschi* and *M. sikimensis*, the lamellar enamel occupies on an average around 65-70% of the total enamel thickness. In another species, e.g., *Microtus deterrai* (0,4 Ma) the lamellar enamel occupies about 75% of the total enamel thickness around leading edge and molar anticline (KOTLIA & SAHNI, 1993). In another extant species of arvicolid, i.e., *Alticola roylei*, we observe that the lamellar enamel occupies about 70-75% of the total enamel thickness. In some other extant species, e.g., in *Arvicola terrestris* and *Clethrionomys glareolus*, lamellar enamel on leading edge has been found occupying about 70% of the total enamel thickness (KOENIGSWALD et al., 1994).

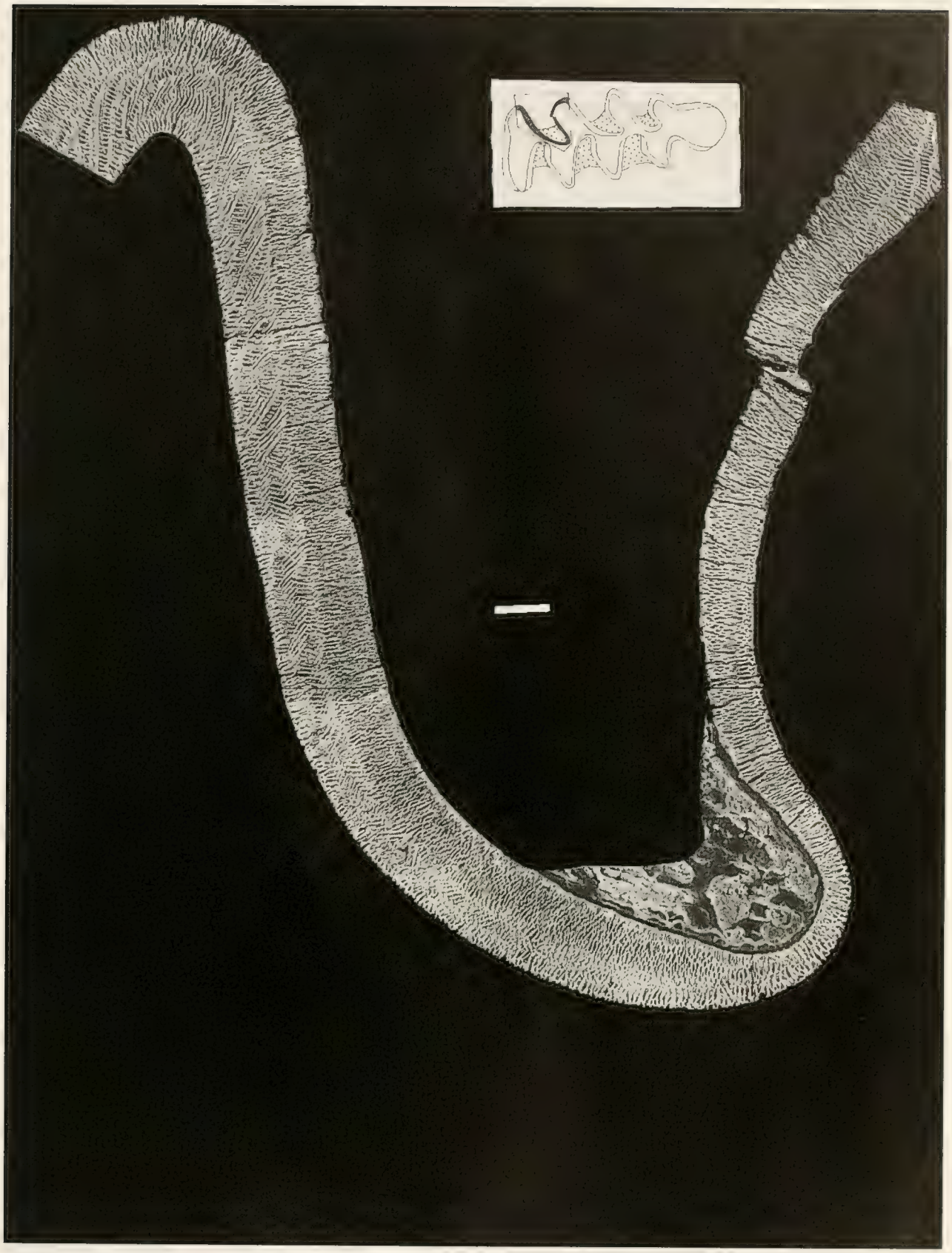


Fig. 19: Occlusal view of polished and etched enamel band in *Alticola roylei*. The thickness of lamellar enamel gradually decreases from the leading edge to the trailing edge. The lamellar enamel occupies about 70% of the total enamel thickness on molar anticline and the leading edge; it extends for some distance into the trailing edge also where it occupies about 30-40% of total enamel thickness. The trailing edge is 100% occupied by radial enamel. Several hairline cracks extend throughout the thickness of enamel in the trailing edge but in the leading edge and the anticline these cracks travel only across the radial and stop as soon as they enter the lamellar enamel. Bar = 30 μm.

In a few other less derived forms like *Prometheomys*, lamellar enamel is found to be poorly developed. It is better developed in other derived forms, e.g., *Kalymnomys* (KOENIGSWALD et al., 1994). In recent *Blanfordimys afghanus*, lamellar enamel is found to be occupying about 70-80% of the total enamel thickness but in an exceptional case, *Ellobius fuscocapillus* possesses weakly developed (primitive) Schmelzmuster. It has only discrete lamellar enamel in its anticline. This genus still survives probably because it occupies a very specialised ecological niche (KOENIGSWALD, 1980; KOTLIA & SAHNI, 1993).

From our studies it is clear that the increase of the width of lamellar enamel and decrease in the width of radial enamel through time (i.e. from *Kilarcola indicus*, 2,4 Ma to *Microtus* and *Alticola*, recent), is an evolutionary feature which provides best reinforcement against the vertical hairline cracks and allows arvicolid rodents to use new types of food and increase their dietary diversity.

The above observations suggest that the radial enamel in which the prisms are arranged in steep angle to the horizontal chewing surface, fails to stop vertical cracks parallel to the chewing surface. Radial enamel provides the best reinforcement against abrasion. It is demonstrated that when the chewing forces and prism directions are parallel, a higher resistance is provided; the resistance decreases with the increase of the angle between enamel prisms and chewing forces (RENSBERGER & KOENIGSWALD, 1980; KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992). Radial enamel is found to be more developed quantitatively in *Kilarcola indicus* and *K. kashmiriensis* whereas in the later forms, e.g., in *Alticola* and *Microtus* it is highly developed on the push sides and least developed on the pull sides of cutting edges (KOENIGSWALD et al., 1994).

Conclusions

Enamel microstructure in arvicolid molars (especially in M_1s) is characterised by (KOENIGSWALD, 1990: KOENIGSWALD & MARTIN, 1984):

a, Outer radial enamel.

b Inner decussating lamellar enamel on apices of dentine triangles, leading edges and around the *Mimomys*-Kante.

c. Inner tangential enamel on the trailing edges.

An increase in the thickness of lamellar enamel and decrease in the thickness of radial enamel is observed in the M_1s of arvicolids through time. The thickness of lamellar enamel is minimum in *Kilarcola indicus* and maximum in *Microtus juldaschi*. The radial enamel in *Kilarcola indicus* and *K. kashmiriensis* is more developed whereas in later forms, e.g., *Alticola* and *Microtus* it is highly developed on the push sides and least developed on the pull sides of cutting edges.

The lamellar enamel produces the best reinforcement to hinder the vertical cracks. The radial enamel is least effective in stopping these cracks and is highly resistant to abrasion (KOENIGSWALD & RENSBERGER, 1980; FORTELIUS, 1984, 1985), These are the evolutionary features among the arvicolids and may be related to a 'more advantageous Schmelzmuster' in younger aged arvicolid rodents having optimal quantity of radial enamel to compensate for the high abrasion and lamellar enamel to hinder vertical hairline cracks. The hypsodont (high crowned) molars of arvicolid rodents having optimally developed radial enamel and lamellar enamel in later arvicolid genera seem to allow them to feed of some kind of new kind of food habit with increasing their dietary diversity.

Acknowledgements

The authors are grateful to Prof. Ashok Sahni (CAS in Geology, Panjab Universiy, Chandigarh) for reviewing the manuscript and offering valuable suggestions. Financial assistence provided by DST in the form of Young Scientist Project (SR/SY/A-09/94) to RS and by UGC to BSK is gratefully acknowledged. Various laboratory facilities were provided by the Head, Geology Department, Lucknow University.

We gratefully acknowledge the thoughtful reviews and fruitful comments provided by the reviewers.

Literature

Boyde, A. (1985): Anatomical considerations relating to tooth preparation. In: Vanherle, G. & Smith, D. C. (eds.): Posterior composite resin dental restorative materials: 377-403; Amsterdam (Peter Szulc, Utrecht)

Boyde, A. (1989): Enamel. In: Brkovitz, B. K. B., Boyde, A., Frank, R. M., Hohling, H. J., Moxeham, B. J., Nalbandian, J. et al. (eds): Teeth: 309-473; Berlin (Springer).

Boyde, A.; Fortelius, M.; Lester, K.S. & Martin, L. B. (1988): Basis of the structure and development of mammalian enamel as seen by scanning electron microscopy. Scanning Microscopy, **2**: 1479-1490; Chicago.

Fortelius, M. (1984): Vertical decussation of enamel prisms in lophodont ungulates. In: Fearnhead, R.W. & Suga, S. (eds.): Tooth Enamel, IV: 427-431; Amsterdam (Elsevier).

Fortelius, M. (1985): Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. Acta Zoologica Fennica, **180**: 1-76.

Hojo, T. (1996): Quantitative analyses of microwear and honing on the sloping crest of the P3 in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). Scanning Microscopy, **10**: 727-736; Chikago

Koenigswald, W. v. (1977): *Mimomys* cf. *reidi* from the Villafranchian fissure filling Schambach near Treuchtlingen. Mitt. Bayer. Staatsslg Paläont.hist.Geol., **17**: 197-212; Munich.

Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzmuster and morphology in the molars of Arvicolidae (Rodentia). Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges., **539**: 1-129.

Koenigswald, W. v. (1982): Enamel structure in molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a key to functional morphology and phylogeny. In: Kurtén, B. (ed.): Teeth: Form, function and evolution: 109-122; New York (Columiba University Press).

Koenigswald, W. v. (1985): Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In : Luckett W.P., Hartenberger, J. L. (eds): Evolutionary Relationships among Rodents - A Multidisciplinary Analysis. NATO ASI Ser. A Life Sciences, **92**: 403-422; New York (Plenum Press).

Koenigswald, W. v. & Clemens, W. A. (1992): Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. Scan. Microscopy, **6**: 195-218; Chicago.

Koenigswald, W. v. & Martin, L. D. (1984): Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia). Spec.Publ.Carnegie Mus.Natur. Hist., **9**: 122-137.

Koenigswald, W. v. & Martin, T. & Pfretzschner, H. U. (1993): Phylogenetic interpretation of enamel structures in mammalian teeth: possibilities and problems. In: Szalay Frederick S. et al. (eds.): Mammals Phylogeny Placentals: 303-314; New York (Springer).

Koenigswald, W. v. & Pfretzschner, H. U. (1987): Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren: Anordnung und Prismenverlauf. Zoomorphology, **106**: 329-338.

Koenigswald, W. v. & Pfretzschner, H. U. (1991): Biomechanics in the enamel of mammalian teeth. In: Schmidt Kittler, N. & Vogel, K. (eds.): Constructional Morphology and Evolution: 113-125; Berlin, Heidelberg (Springer).

Koenigswald, W. v.; Rensberger, J. M. & Pfretzschner, H. U. (1987): Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. Nature, **328**: 150-152; London.

Koenigswald, W. v., Sander, M., Leite, M. B., Mörs, T., Santel, W. (1994): Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. Zool. journ. Linn. Soc., **110**: 141-179.

Kotlia, B. S. (1994): Evolution of Arvicolidae in South Asia. In: Tomida, Y., Li, C. K. & Setoguchi, T. (eds.): Rodent and Lagomorph families of Asian origins and diversification. National Sci. Mus. Monogr., **8**: 157-171; Tokyo.

Kotlia, B. S. & Koenigswald, W. v. (1992): Plio-Pleistocene arvicolids (Rodentia, Mammalia) from Kashmir intermontane basin, northwestern India. Palaeontographica A, **223**: 193-135; Bonn.

Kotlia, B. S. & Sahni, A.. (1993): Enamel ultrastructure of fossil and extant arvicolids (Rodentia, Mammalia) of India and neighbouring countries. In: Kobayashi, I., Mutvei, H. & Sahni, A. (eds.): Structure formation and evolution of fossil hard tissues: 159-172; Tokyo (Tokyo University Press).

Lin, C. P. & Douglas, W. H. (1994): Structure-property relations and crack resistance at the bovine dentine-enamel junction. Journ. dent. res., **73**: 1072-1078.

Martin, T. (1993): Early rodent Incisor Enamel Evolution: Phylogenetic Implications. Journ. Mammal. Evol., **1**: 227-254; Montpellier.

Pfretzschner, H. U. (1988): Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In: Russell, D. E. et al.(eds): Mem. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, **53**: 133-143; Paris.

Pfretzschner, H. U. (1994): Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Großsäugern. Palaeontographica, **234**: 1-169, Stuttgart.

Rensberger, J. M. (1973): An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. Journ. Paleontology, **47**: 515-528; Chicago.

Rensberger, J. M. (1987): Cracks in fossil enamels resulting from premortem vs. postmortem events. Scan. Microscopy, **1**: 631-645.

Rensberger, J. M. (1992): Relationship of chewing stress and enamel microstructure in rhinocerotoid cheek teeth. In: P. Smith et al. (eds.): Structure, Function and Evolution of Teeth: 163-183.

Rensberger, J. M. (1993): Adaptation of enamel microstructure to differences in stress intensity in the Eocene perissodactyl *Hyracotherium*. In: I. Kobayashi et al. (eds.): Structure Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues: 131-145.

Rensberger, J. M. (1995a): Determination of stresses in mammalian dental enamel and their relevance to the interpretation of feeding behaviours in extinct taxa. In: J. Thomason (ed.): Functional Morphology in Vertebrate Paleontology: 151-172.

Rensberger, J. M. (1995b): Relationship of chewing stresses to 3-D geometry of enamel microstructure in rhinocerotoids. In: J. Moggi-Cecchi (ed.): Aspects of Dental Biology: 129-146; Florence.

Rensberger, J. M. & Koenigswald, W. v. (1980): Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. Paleobiology, **10**: 439-452.

Rensberger, J. M. & Pfretzschner, H. U. (1992): Enamel structure in astrapotheres and its functional implications. Scan. Microscopy, **6**: 495-510; Chicago.

Srivastava, R. (1993): Eocene ctenodactylid rodents from India – A contribution to their taxonomy, evolution and enamel ultrastructure. PhD thesis, Panjab University, Chandigarh: 1-201; Chandigarh.

Srivastava, R., Ahmad, A. & Rama Rao, V.. (ms). Stress patterins in conical teeth of reptiles and mammals – experimental and finite element analysis.

Ten Cate, A. R. (1989): Oral histology – development, structure and function, 3rd ed.; St. Louis (Mosby).

Waters, N. E. (1980): Some mechanical and physical properties of teeth. Symposia of the society for experimental biology, **34** "The mechanical properties of biological materials": 99-135; Cambridge (Cambridge University Press).

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	243–258	München, 15. 12. 1998

The MN System: Regional Or Continental?

John Alroy[1], Raymond L. Bernor[1,2], Mikael Fortelius[3] & Lars Werdelin[4]

With 5 figures

Abstract

In this paper we apply disjunct distribution ordination (DDO) to a large set of Miocene to Pleistocene mammal localities from western Eurasia. This multivariate method creates a sequence of taxonomic first and last appearance events that minimizes the number of age-range overlaps. Our aim is to compare the event sequence with the existing Eurasian MN system of mammalian biochronology. Our results show that: 1) the sequence and the MN system ordination of localities are highly correlated; 2) a combined data set of western and eastern localities performs better in this regard than either data set separately; 3) most disagreements between the methods involve faunal lists of inadequate length. These results confirm that the current MN system is robust and suggest that it can be usefully extended to encompass all of Eurasia. Specifically, we expect Eurasian mammal biochronology to be refined through the use of algorithmic techniques such as DDO, which are likely to provide objectivity and quantification without generating unpredictable results.

Kurzfassung

In dieser Arbeit wird die Methode der „disjunct distribution ordination" (DDO) auf eine große Menge von miozänen bis pleistozänen Säugetierlokalitäten West-Eurasiens angewendet. Diese multivariate Methode erzeugt eine Abfolge von „first appearance" und „last appearance events" taxonomischer Einheiten, die die Zahl von Überlappungen der Zeitbereiche minimiert. Es ist dabei unser Ziel, diese Event-Abfolge mit dem existierenden Eurasischen MN-system der Säugetier-Biochronologie zu vergleichen. Unsere Ergebnisse zeigen, daß 1) die Einstufung von Lokalitäten in die Abfolge der Events und in das MN-System stark korreliert sind, 2) ein kombinierter Datensatz mit westlichen und östlichen Lokalitäten in dieser Hinsicht bessere Ergebnisse liefert als jeder der getrennten Datensätze und 3) die meisten Unstimmigkeiten zwischen den Systemen auf Faunenlisten von unzureichender Länge zurückgehen. Diese Ergebnisse bestätigen, daß das gegenwärtige MN-System stabil ist und lassen vermuten, daß seine Ausdehnung auf das gesamte Gebiet Eurasiens sinnvoll ist.

1 Department of Paleobiology, Smithsonian Institution, Washington, D. C. 20550, USA.
2 College of Medicine, Department of Anatomy, Laboratory of Evolutionary Biology, Howard University, Washington, D. C. 20059, USA.
3 Department of Geology, University of Helsinki, P. O. Box 11, SF-00014 University of Helsinki, Finland.
4 Department of Palaeozoology, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, S-104 05 Stockholm, Sweden.

Insbesondere erwarten wir, daß die Biochronologie Eurasiens durch die Anwendung algorithmischer Techniken wie DDO verfeinert werden kann, da diese wohl Objektivität und Quantifizierung garantieren können, ohne unvorhersehbare Ergebnisse zu liefern.

Introduction

The MN zonation scheme has been the main chronologic reference system for the Neogene land mammal faunas of Europe, and arguably most of Eurasia, since it was first proposed by MEIN (1975). It was quickly accepted by most European paleontologists (FAHLBUSCH 1976, 1991), being rooted in a European stratigraphic tradition based on the concept of reference faunas. This tradition reaches back to CUVIER (FAHLBUSCH 1991) and is dictated chiefly by the rare direct stratigraphic superposition of the vast majority of European, West Asian and North African fossil localities it attempts to chronologically order. Yet, the MN system has been the subject of ongoing debate ever since it was first proposed, and there seems to be little agreement about what, if anything, the MN units represent in relationship to formally recognized stratigraphic concepts (BRUIJN et al. 1992; FAHLBUSCH 1976, 1991; LINDSAY & TEDFORD 1989).

As originally codified by MEIN (1975), the MN units were characterized by three criteria: 1) formes charactéristiques de lignées évolutives (key species of evolving lineages); 2) associations (commonly associated taxa); 3) apparitions (common first appearances). Localities were chronologically ordered for 18 "zones" (0-17/Q1) into the following geographic blocks: 1) North Africa; 2) Spain and Portugal; 3) France; 4) Germany, Switzerland, Italy; 5) Austria, Hungary, Czechoslovakia, Poland; 6) Rumania, U.S.S.R; 7) Yugoslavia, Greece, Turkey (MEIN 1975: table 1). MEIN (1979) retained essentially the same system, providing some useful updates to it. BERNOR (1978, 1983, 1984) and BERNOR & PAVLAKIS (1987) analyzed the biogeographic relationships of several Eurasian and African late Miocene faunas and reported distinct patterns of biogeographic provinciality. MEIN's (1989) revision was a major one in that he eliminated MN "zone 0" and implemented a provincial organization of Neogene faunas recognizing the following geographic blocks: 1) W. Europe; 2) C. Europe; 3) E. Europe; 4) S. E. Europe; 5) W. Asia; 6) N. Africa. In addition, MEIN (1989) characterized his faunas by: 1) Common Taxa (W+C Europe and Other); 2) First Appearance (W+C Europe and Other); 3) Last Occurrence (W+C Europe and Other). Significant here was the elimination of the „formes charactéristiques de lignées évolutives" found in the 1975 scheme and the addition of a listing of the reference faunas for each unit. This revision brought much clarity to the system and has been set as its empirical foundation.

There has been a considerable parallel effort to MEIN's to develop a chronology of MN "zones". DAAMS & FREUDENTHAL (1981) openly challenged the utility of MN "zones", arguing that they lacked a biostratigraphic basis, and as such often suffered from errant correlations. STEININGER et al. (1989) made a concerted effort to identify independent chronologic tie points to MN "zones", based on marine interdigitations and both magnetostratigraphic and radioisotopic correlations. This effort was expanded through the 1992 Schloss Reisensburg conference which FAHLBUSCH co-organized (BERNOR et al. 1996c). The conference provided several new chronologic correlations, including: RÖGL & DAXNER-HÖCK's (1996) Central-Eastern Paratethys correlations, STEININGER et al.'s (1996) revision of Western Eurasian and N. African chronologic tie points, SEN's (1996) report on new European magnetostratigraphic correlations, recent magnetostratigraphic correlations at Sinap, Turkey (KAPPELMAN et al. 1996; LUNKKA et al. in press), and single crystal A^{40}/Ar^{39} radioisotopic ages for several Western Eurasian localities (BERNOR et al. 1996d; SWISHER 1996; WOODBURNE et al. 1996). There were

further reports on Spain's emerging magnetostratigraphic correlation of Miocene age localities (Garcés et al. 1996; Krijgsman et al. 1996)

Fahlbusch (1991:162) concluded that MN units should not be given the character of biozones in a formal biostratigraphic sense, but emphasized the importance of retaining Mein's reference faunas to characterize MN units. Bruijn et al. (1992) reached a similar conclusion, recommending maintenance of the reference fauna system for characterizing individual MN units, but emphasizing stage-in-evolution as the true foundation of the MN system.

Despite the continuing controversy over the formal nature of the MN system, there can be no doubt that it has been, and continues, to be useful for comparing faunas far distant from the Central and Western European reference faunas (Table 1). The use of well calibrated stratigraphic sequences with good faunal expression has been emphasized in the last 20 years and is yielding refined chronologic resolution and new insights into the biogeographic relationships of Western Eurasian Neogene mammal faunas. That contradictions occur between different workers on the MN attribution of specific faunas, and that localities previously referred to a particular MN unit are now found to chronologically correlate with another MN unit is not only expected, but constructive for the ongoing revision of the system. This does not detract from the value of Mein's zonation, but rather underlines its great value as a correlation tool. In fact, if asked, European colleagues will usually state that while the system has many flaws

Table 1: MN unit reference localities: assigned and predicted unit referrals.

REFERENCE LOCALITY*	MN UNIT	PREDICTED
St. Vallier	17	17
Triversa	16	16
Arondelli	16	16
Perpignan	15	15
Podlesice	14	14
El Arquillo 1	13	13
Los Mansuetos	12	12
Crevillente-3	11	11
Masia del Barbo	10	10
Can Llobateres	9	8
Anwil	8	7
Steinheim	7	6
Sansan	6	6
Pont Levoy	5	5
La Romieu	4	5
Wintershof-West	3	NO DATA AVAILABLE
Laugnac	2b	NO DATA AVAILABLE
Montaigu-le-Blin	2a	5
Paulhiac	1	NO DATA AVAILABLE

*Note: Reference Localities follow Mein, 1989

and uncertainties, it is the only one that actually works in the absence of absolute chronologic control, a point particularly emphasized by BRUIJN et al. (1992). Stability is also commonly invoked as a reason for using the MN system, and FAHLBUSCH (1991) has made a strong and thoughtfully reasoned plea to avoid changing its definitions, even when such changes might seem to offer apparent improvements. Thus, there appears to exist a peculiar mismatch between the agonized and defensive love-hate attitude of many European workers to the MN system, and the relative ease with which localities are assigned to MN units by these same workers. In principle, this could mean either that the formal difficulties are less important than they appear, or that the apparent success of the MN system is, in fact, only the result of a grand delusion.

Meanwhile, another opportunity to address the performance of the MN system purely as a biochronological framework has become available in the form of the appearance event ordination (AEO) technique (ALROY 1994). In this paper we apply a simpler version of AEO, called disjunct distribution ordination (DDO: ALROY 1992), to a set of Western Eurasian Neogene to Quaternary mammal localities derived from the NOW database (FORTELIUS et al. 1996). Our goal at this stage is not to revise the MN system *per se*, but to address a few simple and commonly raised questions. For example: How does the MN system perform by the standards of an independent, algorithm-driven test such as AEO or DDO? Can the MN system be successfully applied outside Western and Central Europe? We wish to take advantage of the fact that the DDO routine provides a neutral, independent, and explicit means of ordering localities based only on their faunal lists: i. e., it performs exactly the same function as the MN system, but without any subjective element involving external information or prejudice. The DDO technique also has been used by AZANZA et al. (1997) for a similar purpose, although they employed a smaller database of strictly western Mediterranean localities.

Our analysis is simple and preliminary, and we do not claim to have definitive answers. This is especially true since we have made no attempt to use external temporal controls such as radioisotopic dates or stratigraphy. We will, however, argue that our results suggest a strong vindication of the MN system as redefined by FAHLBUSCH (1991), especially in its emphasis on whole reference faunas as its basis. We also shall argue that the MN system is potentially useful for continental-scale correlation, despite the small number of taxa with such extensive distributions.

Material and Methods

Material

The data used for this study derive from the NOW (Neogene of the Old World) database, originally the result of a concerted effort to revise the systematic and stratigraphic data for fossil land mammal localities of Central Europe and the Eastern Mediterranean belonging to the time interval of 15 - 5 Ma (BERNOR et al. 1996a, c; FORTELIUS et al. 1996). It has since been expanded to include Western Europe, the Black Sea region, and the parts of Central Asia that have been worked by scientists from the former Soviet Union, as well as both older and younger localities. The database is being continuously revised by the members of the NOW Advisory Board, and data sets may be requested from MF or from gem_dig@gaia.pc.helsinki.fi. The data sets used for the analyses reported here are also available from JA.

Methods

Biochronological schemes are based either intuitively or explicitly upon three major sources of data: similarities among taxonomic assemblages of geographically associated faunas,

Figure 1: Geographic distribution of localities used in the analyses presented herein. Some localities east of Turkey and the Black Sea are not shown in this figure.

superposition of localities within stratigraphic sections, and independent (usually magnetostratigraphic or radioisotopic) geochronologic age estimates. Appearance event ordination seeks to integrate as much of this information as possible (ALROY 1992, 1994). The first two sources of data can be formalized by inferring first/last, or "F/L," statements. The F/L statements are used to constrain a relative sequence of first and last appearance events (FAEs and LAEs) that is derived by multivariate ordination. Geochronologic data may be used to calibrate the resulting sequence. A method of integrating paleomagnetic stratigraphy by using it to constrain the sequence is in development but has not yet been implemented.

An F/L statement is the observation that the FAE of one taxon predates the LAE of another. Such observations are not trivial, because it is logically possible for all the taxa in a data set to have age ranges that are completely "disjunct," or non-overlapping. In such a situation, half of all possible F/L statements would be demonstrable, but the other half would not. A sufficiently large set of F/L statements should demonstrate not just the trivial relationships in the first category, but the non-trivial statements that imply overlaps of age ranges (i.e., "conjunctions").

F/L statements offer several methodological advantages: 1) both faunal associations and biostratigraphic relations can be expressed as F/L statements - an F/L statement involving two taxa *i* and *j* can be inferred either if *i* and *j* occur in the same taxonomic assemblage, or if *i* is found beneath *j* in a stratigraphic section; 2) because of this, the method of computing F/L statements makes use of all taxonomic lists and biostratigraphic sections, incomplete or not; 3) very large numbers of F/L statements are generated by large taxonomic lists (the "Rosetta Stone" property); 4) because demonstrated F/L statements cannot be disproved by further data, the "true" set of all F/L statements is inexorably approached as more and more data are collected ("convergence"); 5) a full set of F/L statements would immediately imply a perfectly accurate relative ordering of FAEs and LAEs, which would be exactly equivalent to a relative age-range chart; and 6) no other sorts of relationships among events, such as LAEs coming before FAEs in stratigraphic sections, have even a majority of these properties; nor do the raw presence-absence data presented by taxonomic lists.

The problem solved by AEO is that the matrix of all F/L statements is, in practice, often far from complete. Therefore, inferring the "true" appearance event sequence (i.e., the true age range chart) is not a trivial matter. The method proceeds on the assumption that the best inferred sequence is the one that implies the smallest number of F/L relationships that thus far have not been directly proven. This criterion of parsimony is exactly equivalent to saying that the best age range chart implies the fewest overlaps of age ranges. A primary appearance event sequence is computed by means of an algorithm related to correspondence analysis; this initial hypothesis is "optimized" by swapping neighboring events in the sequence to break up overlaps of age ranges. Details are given elsewhere (Alroy 1992, 1994, 1996). Because the current data set is preliminary and the current analysis is exploratory, we will take a minimalistic approach to analyzing the data.

We will not employ stratigraphic data to infer F/L statements, which means that we will use the simpler DDO algorithm instead of the more complex AEO algorithm (DDO assumes that all F/L statements derive from examination of taxonomic assemblages). We will not use geochronologic data to calibrate the resulting event sequence. We will not use surviving taxa to "polarize" the ordination and eliminate the bogus "last appearances" of these taxa from the sequence. Finally, we will not make any effort to control for conflating biogeographic signals in the data, even though an algorithm to do just this is available (the "square graph" method: Alroy 1996). Thus, we are making it possible for strong patterns of diachrony among geographic regions to surface in the analysis, if that turns out to be parsimonious.

Once the ordination has been performed, the output needs to be interpreted by translating the relative sequence of taxonomic appearances, which by convention is numbered consecutively from oldest to youngest, into a relative sequence of faunal assemblages. This is because we will seek to evaluate the MN system by referring to MN assignments for particular localities. Importantly, the ordination does not directly assign localities to any one "point" in time because it operates only on a matrix of F/L statements involving relationships between pairs of taxa, and generates an appearance event sequence that involves only these taxa - localities per se do not enter into the computations. The sequence of localities is therefore a secondary consideration. It is dealt with by computing a "concurrent range zone" for each taxonomic list, which is just the narrowest range of events across the sequence that spans the range zones of all taxa found in the list.

For example, suppose that a list includes three taxa *x*, *y*, and *z*, and that their age ranges across the sequence are 846 - 932 (FAE - LAE of *x*), 903 - 908 (*y*), and 897 - 906 (*z*). The concurrent range zone is 903 (FAE of *y*) to 906 (LAE of *z*). Note that the age range of *x* was not useful in this computation because it completely exceeded those of the other taxa. Because we want to correlate the range zones against the MN assignments, we will take the further step of using the

midpoint of the range zone instead of both of the event numbers that specify it: so in this case the locality will be assigned to event 904.5. Because we have not yet used stratigraphic or geochronologic data to temporally "polarize" the ordination results, from this point on we will use the more agnostic term "edge sequence" (which has no necessary temporal connotation) instead of "event sequence." The concurrent range zones of taxonomic lists then refer to their positions in the edge sequence, or "edge positions".

Results

In this section we will discuss three simple analyses of the ordination output. First, we will show that the ordination's relative arrangement of faunal lists is largely the same as the traditional arrangement implied by MN unit assignments. Second, we will show that the same relationship holds regardless of the taxonomic level of the analysis (genus, species, or combined), and regardless of the geographic scope of the analysis (Western Europe, Eastern Europe/Central Eurasia, or combined; Figure 1). Surprisingly, the relationship is actually strengthened by combining data sets. Thus, there is no evidence that, say, dubious species-level

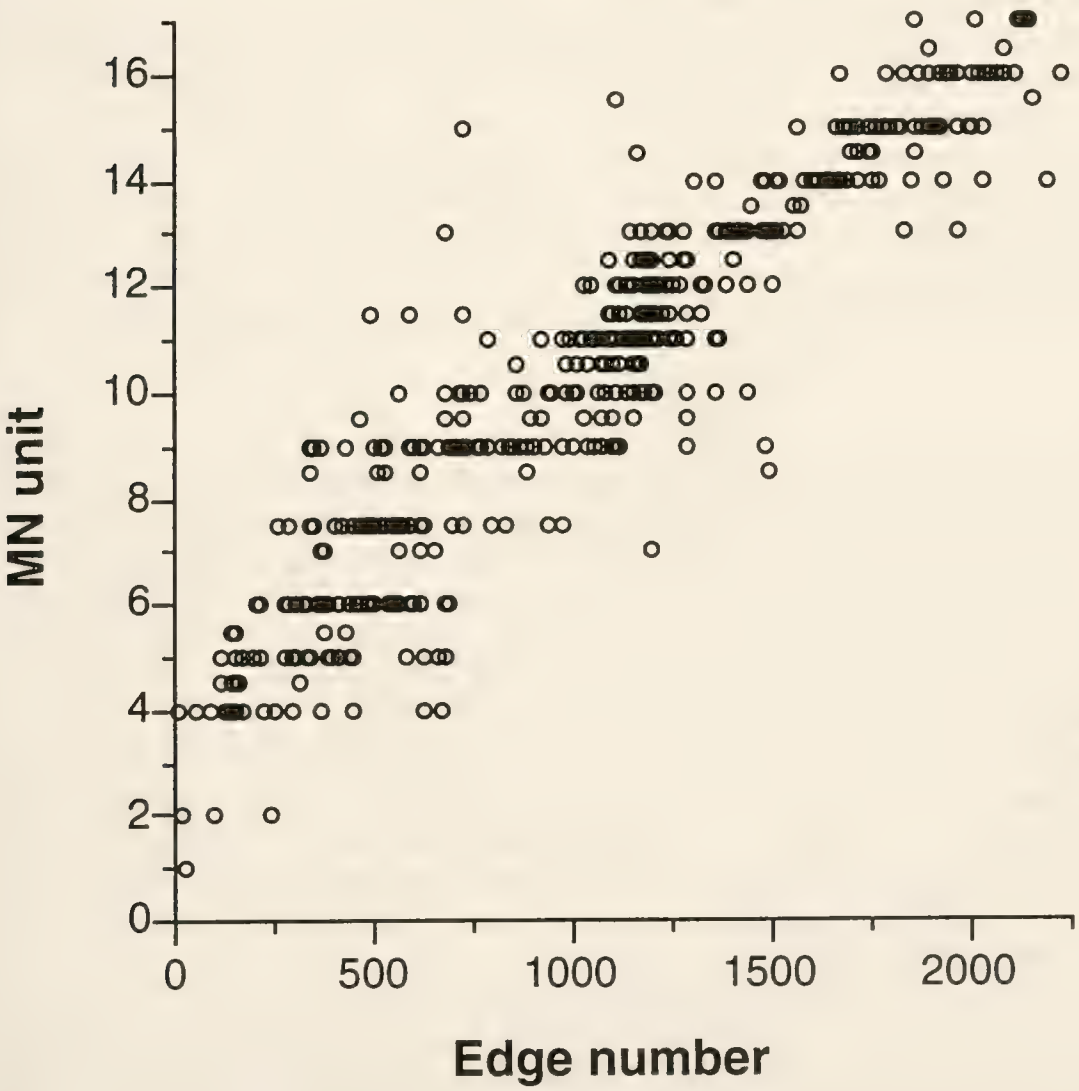


Figure 2: Correlation between concurrent edge positions and MN unit assignments of faunal lists. Edge numbers are based on a disjunct distribution ordination of the 654 lists in the combined data set. The ordination and the zone assignments reflect the same underlying temporal gradient.

data or geographically remote localities "corrupt" the data set's biochronological signal. Third, we will show that deviations from this relationship are similar in the two geographic subsets of the data, and are less severe for well-known faunas. In fact, just a half-dozen identifications appear to be enough to place any faunal assemblage firmly within the ordination.

Ordination vs. MN units

We will begin by discussing a combined analysis of all 654 of the faunal lists in the data set. Here, each genus is treated as a different taxon than the species it includes, and all of the genera and species are put into the data matrix at once. This very unorthodox, "hybrid" method of analysis has been shown to work well with similar data sets (Alroy 1996). A total of 796 genera and 1829 species are present in the lists, but for the purpose of ordination this set was trimmed by removing "singletons". Singletons are taxa that yield no particular information about the relative age of faunal assemblages because they are found only in a single faunal list. Ranges of singletons across the sequence were computed after the ordination by "plugging them in" to the edge positions occupied by their respective faunal lists. The resulting ordination involved 1490 non-singleton taxa and therefore included 2980 edges. The simplest way to illustrate the correspondence between this hypothesized edge sequence and the traditional MN zonation is to plot the MN assignations of the localities against their edge positions (Figure 2; 131 of the 654 lists are excluded because they do not have MN unit assignments). There is a clear, monotonic relationship that is essentially linear. It makes no great difference if a correlation is computed on the raw data, which yields a Pearson's r coefficient of 0.933, or on the same data after performing a rank transformation, which yields a Spearman's r coefficient of 0.925. It is self-evident that both meagures are responding to the same underlying signal. Because we have not employed stratigraphic, biogeographic, or geochronologic data, or even taken note of which taxa are extinct and which are extant, we can infer that this signal is entirely faunistic, resulting from the replacement of taxa as expressed by shifting patterns of faunal association. These patterns clearly are being captured by the conjunctional information expressed in the F/L statements.

Combined vs. Subdivided Data Sets

The original faunal set was not specifically gathered for statistical analysis. Yet, quite surprisingly, it yields a strong statistical signal, and therefore it is natural to ask if subdividing the data might improve the ordination. Specifically, we will test two hypotheses: that genera might be more reliable than species because they are more taxonomically stable, temporally long-ranging, and geographically widespread; and, that a pure data set of faunas from the "West" region might be more reliable because these data have fewer taxonomic problems and should include fewer conflating biogeographic patterns.

In fact, separate analyses at the genus and species levels do not improve the ordination (Figure 3). A genus level run that included the same 523 faunal lists yielded a slightly weaker relationship between MN assignments and edge positions (Spearman's $r = 0.909$; Pearson's $r = 0.904$). Counter to this hypothesis, the species data performed even better (Spearman's $r = 0.939$; Pearson's $r = 0.935$), although these figures are essentially indistinguishable from those yielded by the combined data set analysis.

Splitting the data set geographically also fails to improve the results (Figure 4). By itself, the East data set performs very poorly (Spearman's $r = 0.804$; Pearson's $r = 0.677$). The very worst problem is with Aliveri, a diverse fauna that nonetheless falls as an extreme outlier in Fig. 4. Its conventional MN unit assignment implies that it should have fallen at a much lower edge position that it did. Intuitively, one would think to attribute the poor result for the East both to the small number of lists in the subset, and to the poor representation of the Early Miocene

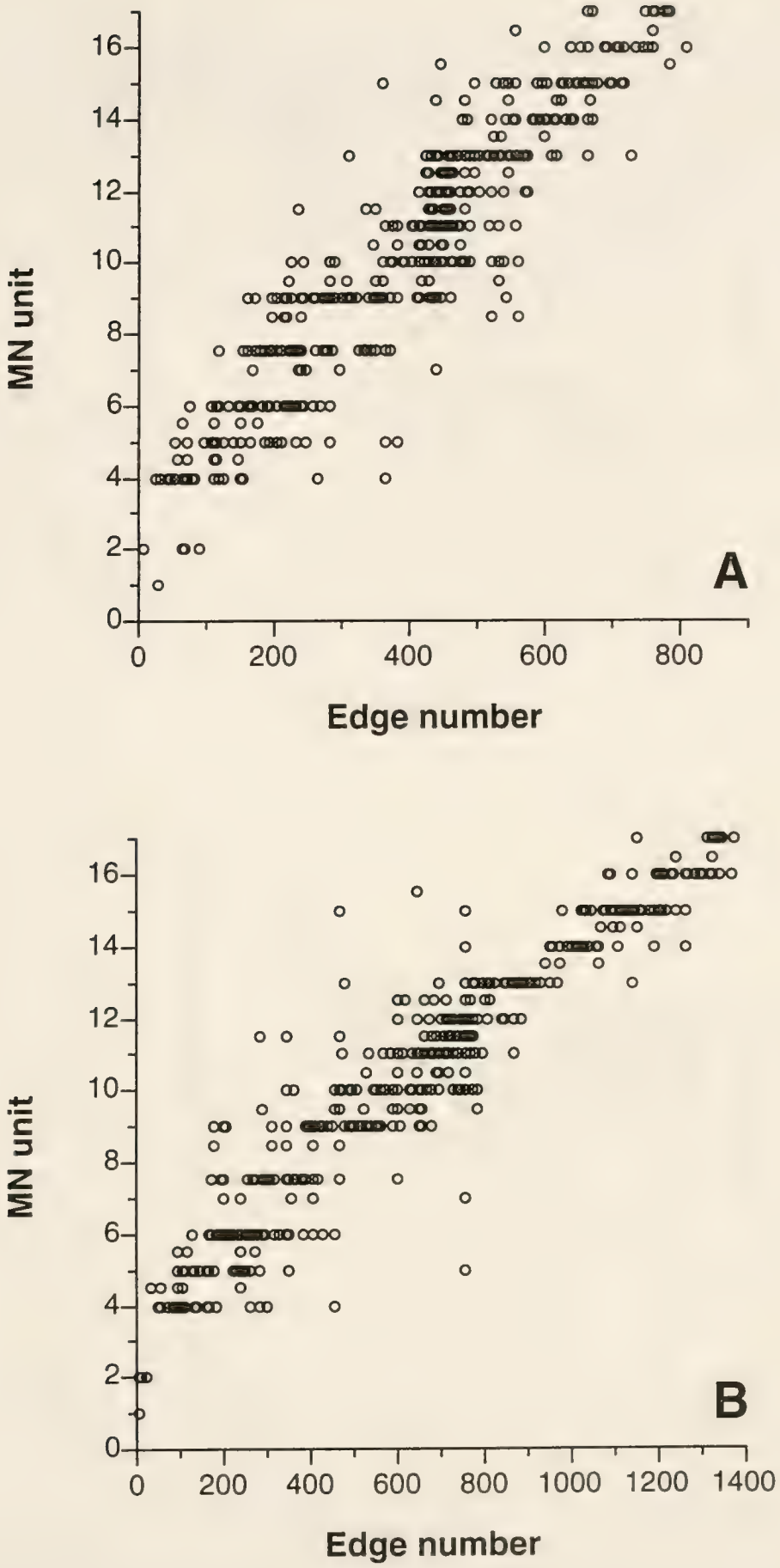


Figure 3: Correlations between concurrent edge positions and MN unit assignments produced by separate analyses of genera and species. Each point is a faunal list. Each taxonomic subset analysis produces a poorer relationship than does the combined data set (Fig. 2). A) Correlation based on a genus-level analysis. B) Correlation based on a species-level analysis.

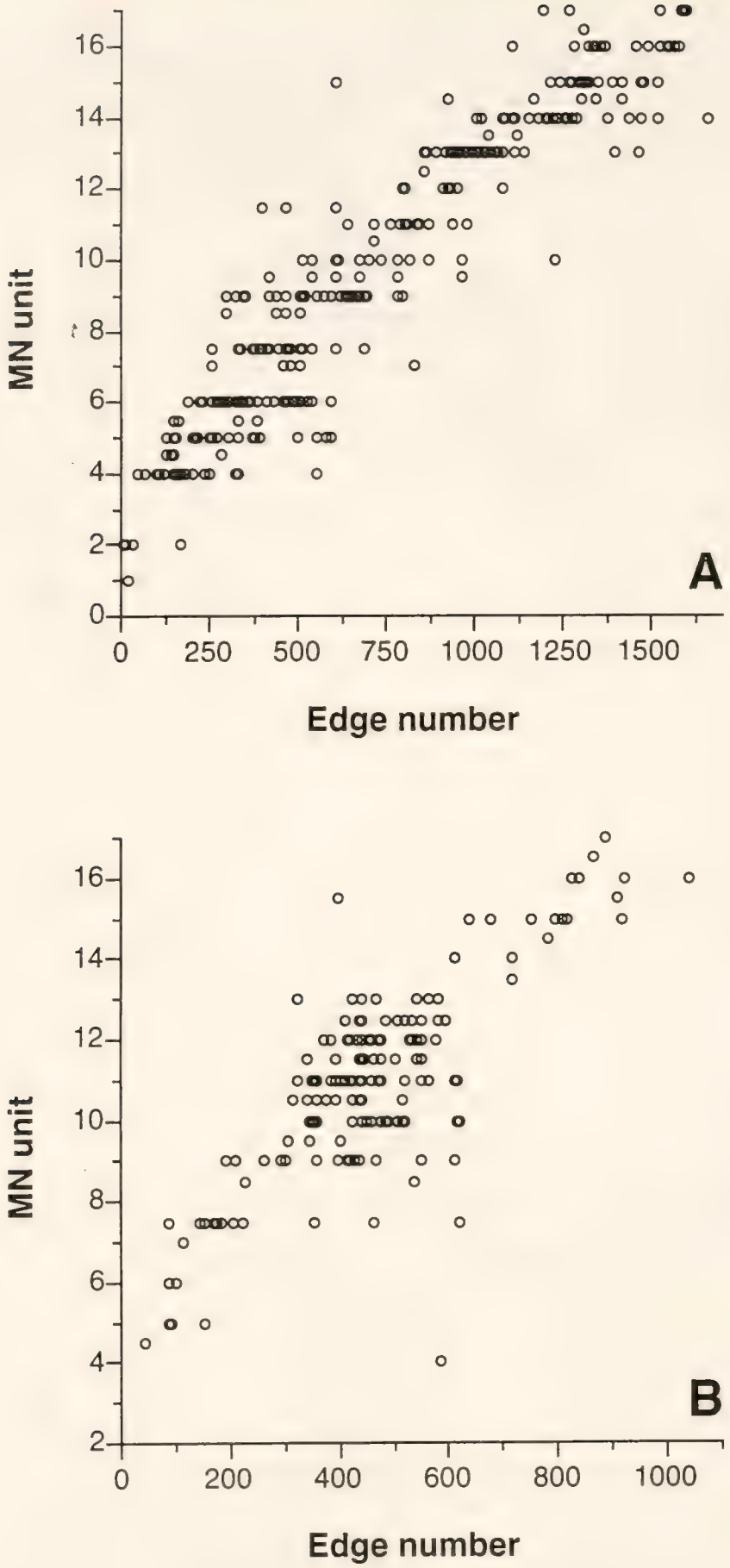


Figure 4: Correlations between concurrent edge positions and MN unit assignments produced by separate analyses of the West and East data sets. Each geographical subset analysis produces a poorer relationship than does the combined data set (Fig. 2). A) Correlation for 345 lists analyzed in the West run. B) Correlation for 178 lists analyzed in the East run. Many of the East lists did not have MN assignments. Outlier at edge 585.5 and MN unit 4 is Aliveri.

in this subset, which makes the temporal gradient shorter and therefore harder to perceive. However, data for the East lists from the combined run demonstrate a substantially stronger MN unit/edge position relationship (Spearman's $r = 0.868$). Therefore, we cannot attribute the poor performance of the separate East run to these factors alone: it must be the case that the temporal position of these lists has been informed by the composition of the West lists, which could only be the case if conjunctions between taxa seen only in the West also were relevant to the East. In other words, the West data must be "patching" important gaps in the conjunctional pattern that applies to cosmopolitan taxa.

MN Unit Predictions vs. List Length

Not all of the faunal lists occupy a predictable location in the edge sequence. In fact, if one computes residual MN unit values based on the relationship seen in Fig. 2, one discovers that they average 0.92 MN units, and have a standard deviation of 1.33. Thus, the predicted and assumed unit numbers are often quite different. Most of this "noise," however, is due to an entirely predictable phenomenon: when faunal lists include very few taxa, it is difficult to correlate them precisely. So it comes as no surprise that these residual values decline as the number of taxa (genera plus species) in a list increases (Figure 5). The rank-order correlation

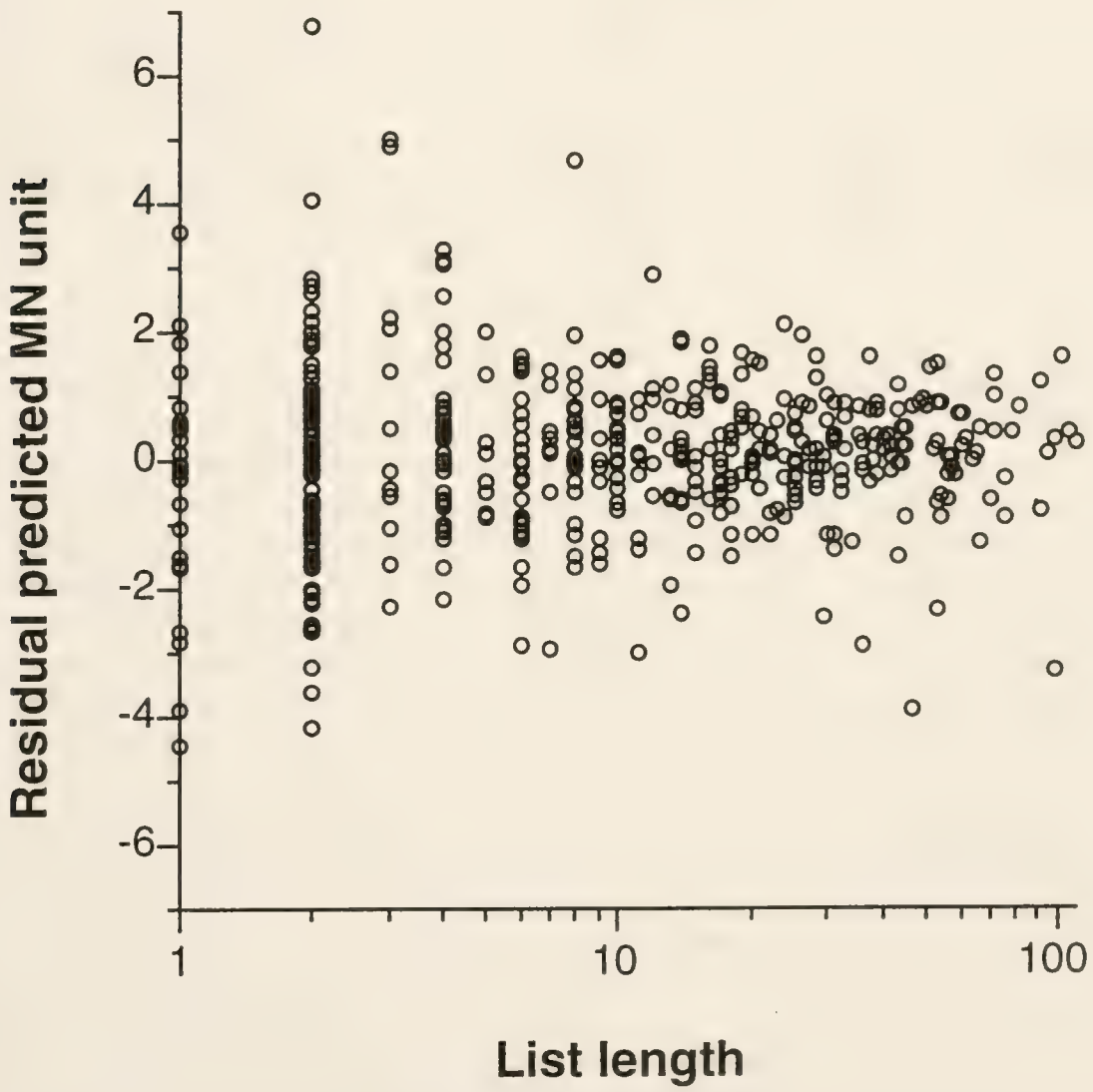


Figure 5: Residual predicted MN unit assignments and list lengths. Longer lists show smaller residuals. Residuals are based on a least-squares fit to the relationship shown in Fig. 2. List lengths are equal to the sum of the number of genera plus species in each list.

between the absolute value of these residuals and the combined taxon counts is -0.235 ($p < 0.001$).

Visually, it appears that including at least 20 taxa almost always guarantees a correlation "error" of two MN units or less. Only six of the 146 lists that include this many taxa exceed this limit: Aliveri (MN 4 vs. „predicted" MN 7.9 [=MN 8]), Massendorf (5 vs. 7.9 [=MN 8]), Montaigu-le-Blin (2 vs. 5.3 [=MN 5]), Puttenhausen (5 vs. 7.4 [=MN 7]), Simorre (7/8 vs. 5.4 [=MN 5]), and Ulm-Westtangente (2 vs. 4.4 [=MN 4]). Most of these lists cluster close to the beginning of the edge sequence. Not coincidentally, MN units 1 through 3 are poorly represented in the current data set, with just 1, 5, and 0 lists, respectively. There is no reason to expect the ordination to perform well for an interval this poorly sampled. Furthermore, this undersampling resulted in the predicted MN unit at edge 0 being not 0 but 3.8, so all of the lists in the current analysis must have a predicted MN unit of at least this much.

Apart from undersampling, another important factor is the widely-known statistical difficulty of correctly ordering data close to the end of a gradient, which is known as the "arch effect" in the ecological literature (GAUCH 1982). Essentially, points at the ends of gradients "collapse" into an uninterpretable clump. Based on this, we would expect *a priori* that the ordination would be maximally unreliable near the extremes of the temporal gradient.

It also is important to note that the ordination does perform very well for the large majority of the localities, as shown by an examination of the reference localities that we were able to include in the analysis (Table 1). With the exceptions of Montaigu-le-Blin and Arondelli, all of these localities are in the "right" order, and most of them have predicted MN unit numbers that are very similar to the predetermined values. An interesting aspect of this analysis is that MEIN's (1989) reference faunas for MN 7 (Steinheim) and MN 8 (Anwil) performed well (Steinheim = 6.3, or MN 6; Anwil = 7.2, or MN 7), whereas the recommended reference fauna for MN 7+8, La Grive St. Alban, performed relatively poorly (5.9 = MN 6).

Discussion

The main result of the DDO analysis is a strong correlation between MN assignation and edge position. In other words, both methods successfully extract the biochronologic signal from the faunal lists, an interpretation supported by the result that the mean error of MN unit assignation relative to edge position decreases as faunal lists grow longer (Fig. 5). A similar result was reported by AZANZA et al. (1997), who showed that geochronological age estimates also correlate strongly with edge positions. Importantly, the correlation between MN assignation and edge position is highest for the combined data set, showing that the inclusion of an area outside the type region of the MN system does not dilute the signal but instead strengthens it. This is a highly significant result, especially because the East data set shows a much weaker pattern when analyzed by itself. It suggests that a continental scale application of the MN system is not only possible, but in fact preferable to a regional one.

The result that the combined East-West data set shows the highest correlation may appear counterintuitive, especially given the fact that most of the taxa involved have relatively restricted geographic ranges, and that the number of taxa with continental-wide distribution is limited, even when taxonomic artifacts are taken into account. For the DDO analysis the explanation is straightforward. Since the analysis is based on conjunctions, limited geographic distribution of individual taxa is not a problem as long as the distribution of some taxa allows successive carry-over of ties between adjacent regions. The fact that faunas in distant regions may share no taxa therefore does not, as such, exclude those faunas from DDO.

We would like to suggest that the discomfort often expressed about the formal aspects of the MN system reflects a fundamental dilemma: in actual practice the system has been developed

in an intuitive manner closely analogous to DDO, i. e., by applying a criterion of parsimony to all of the available evidence; but the stated definitions involve a smaller number of "important" taxa that are often missing from the faunal lists. Whether this is true or not, the fact remains that the system could be treated in this way, and that such usage could be formalized in terms of conjunction-based parsimony criteria. In other words, DDO analysis could eventually form an independent and potentially more rigorous framework for the MN system, and it is not fundamentally in conflict with present usage. This historical and intuitive continuity is an aspect of DDO that we feel should be strongly emphasized. Other workers have come to similar conclusions after employing this method independently (e.g., AZANZA et al. 1997).

It is clear from our analysis that DDO produces occasional edge position values that disagree strongly with conventional MN assignations. This can have many reasons, the most common of which is that there is an inadequate number of conjunctions demonstrated by a faunal list because it is very short. A secondary problem is that when a locality is at one end of the age spectrum, the "older" taxa in the list may fail to provide a strong temporal signal and the list may be "folded" too deeply into the edge sequence. These warning signs can be recognized easily, leaving just a few localities where the discrepancy is worth investigating (e. g., Aliveri). We suspect that DDO will be useful in this way for drawing attention to misidentified taxa, poorly supported age assignations, and highly unusual faunal assemblages that are hard to correlate, or, alternatively, to particularly good biochronologic marker taxa (if it can be shown that the DDO result is in error).

Using DDO also will allow for a formal extension of the MN system east of western Eurasia, into China. It has already been applied to Chinese faunas with some apparent success (e. g., QIU 1989). This success is to a large extent due to conjunction chains in which faunas from the East serve as „stepping stone faunas" with ties to both ends of the chain. Thus, while Chinese faunas have few species-level taxa in common with Western Europe, they can still be assigned to an MN unit by our methods, due to their sharing species with faunas of Western Asia that in turn share other species directly with Western Europe, or indirectly through yet another intermediate in Eastern Europe. The further synonymization of Chinese taxa with more westerly ones and phylogenetic reconstruction of lineages common to China, West Asia and Europe will provide further bases for establishing East-West conjunctions.

It follows from the preceding discussion that restricting the basis for correlation to individual key lineages is more likely to impair than to improve its precision. There are several reasons for this, the first being the simple paucity of suitable taxa with sufficiently wide geographic distributions. Using only taxa with wide ranges also potentially aggravates problems of diachrony, since the dispersion of individual taxa across Eurasia is known to exhibit varying diachrony, even with the coarse scale of the MN system. In fact, such instances are mostly known because they appear diachronous even within the MN system (FORTELIUS et al. 1996), thereby showing that the system as used is not at the mercy of individual taxa.

The fact that the MN assignations of East and West localities exhibit no systematic difference relative to the DDO edge positions supports the conclusion that both methods use the same fundamental signal to rank the localities. Both systems may still be time-transgressive, of course, but this can only be judged on the basis of chronostratigraphic ties, and lies beyond our analysis here.

We must emphasize that we reject regionally restricted MN zonations as a means of improving the AEO or DDO analysis: clearly a larger Eurasian data set performs better. However, we are in no way arguing against developing local biostratigraphies or regional geochronologic frameworks that include independent geochronologic control. On the contrary, we strongly agree that the refinement of local sequences with demonstrable stratigraphic

superposition and ties to independent chronologies, such as magnetostratigraphy and marine zonations, constitutes one of the main directions that should be followed.

In the context of the present discussion we would like to emphasize another very important main direction for improving MN correlation: systematic revision on a continental scale. It seems likely that the main source of noise in present biochronologies is poorly resolved taxonomy and unrecognized synonymy. Following a general reorganization of taxonomic issues, the next important step is lineage reconstruction, because this will allow identification of those evolutionary lineages that actually perform the task of conjunction across geographic provinces. Large paraphyletic taxa like "Hipparion" (s.l.) have been recently segregated into multiple species lineages, providing a more resolved basis for correlation (BERNOR et al. 1989).

If the systematic foundation is the same everywhere over the entire study area, true stage-of-evolution data can be obtained from the faunas and used to establish a robust biochronologic system common to the entire area. One of the main hindrances to this goal lies in the inheritance of local, and long unrevised taxonomies, which create difficulties in establishing broader chronologic schemes such as the MN system.

Conclusions

The use of MN reference faunas is theoretically justified and in no way conflicts with the use of stage-of-evolution information. The "Meaning of MN-Zonation" in the sense of FAHLBUSCH is strongly supported. The MN system, and the systematic and geochronologic refinements that it continues to undergo, can be maintained in parallel with the emerging use of DDO and eventually AEO, which will bring a highly desirable element of objectiveness but is not expected to produce conflicting results. In fact, we expect these methods to eventually become a powerful means of evaluating the correlation of geographically widely separated localities to a common, Eurasian MN system.

Acknowledgements

We dedicate this paper to Professor Dr. Volker Fahlbusch on the occasion of his sixty-fifth birthday in acknowledgement of his important contributions to Eurasian vertebrate paleontology and the understanding of MN unit method and theory. Through his individual research contributions, as well as his skill in organizing and publishing major research volumes, he has effected major advances in this field. He has further offered considerable quiet support to many colleagues who have frequented the Bayerisches Institut für Paläontologie und Historische Geologie to study collections, collaborate on research projects, and otherwise obtain his scientific advice. We would especially like to acknowledge his direct contribution to the 1992 Schloss Reisensburg Workshop that formed the basis of the NOW database that we have used for our analyses herein. The Schloss Reisensburg Workshop was funded by the Volkswagen Stiftung and the creation of the database was funded by the Academy of Finland. We would like to thank the NOW advisory board for their continuing updates and revisions of the NOW database. JA would like to thank the Evolution of Terrestrial Ecosystems program at the Smithsonian Institution for supporting this research. RB would like to thank the Alexander von Humboldt Stiftung for two years sabbatical support of his work in Karlsruhe. MF would like to thank the European Science Foundation for financially supporting the NOW database through the Network on Hominoid Evolution and Environmental Change in the Neogene of Europe (HOMINET) and the Academy of Finland project no. 34080 for financial support. LW acknowledges financial support from the Swedish Natural Science Research Council.

References

Alroy, J. 1992. Conjunction among taxonomic distributions and the Miocene mammalian biochronology of the Great Plains. - Paleobiology **18:** 326-343, Lawrence.

Alroy, J. 1994. Appearance event ordination: a new biochronologic method. - Paleobiology **20:** 191-207, Lawrence.

Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals. - Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology **127:** 285-311, Amsterdam.

Azanza, B., Alberdi, M.T., Cerdeño, E. & Prado, J.L. 1997. Biochronology from latest Miocene to Middle Pleistocene in the western Mediterranean area. A multivariate approach. – pp. 567-574 in: Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. (eds.), Actes du Congrès BiochroM'97. – Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Études **21**, Montpellier.

Bernor, R.L. 1978. The Mammalian Systematics, Biostratigraphy and Biochronology of Maragheh and Its Importance for Understanding Late Miocene Hominoid Zoogeography and Evolution. - Ph.D. diss., University of California, Los Angeles, 1-314, Los Angeles.

Bernor, R.L. 1983. Geochronology and zoogeographic relationships of Miocene Hominoidea. - pp. 21-64 in: Ciochon, R.L. & Corruccini, R.S. (eds.), New Interpretations of Ape and Human Ancestry. - Plenum Press, New York.

Bernor, R.L. 1984. A zoogeographic theater and biochronologic play: The time-biofacies phenomena of Eurasian and African Miocene mammal provinces. - Paléobiologie Continentale **14:** 121-142, Montpellier.

Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Andrews, P., Bruijn, H. de, Fortelius, M., Rögl, F., Steininger, F.F. & Werdelin, L. 1996a. The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: A chronologic, systematic, biogeographic and palaeoenvironmental synthesis - pp. 449-470 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittmann, H.-W. & Rietschel, S. 1996b. The evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: The 1992 Schloss Reisensburg Concept. - pp. 1-6 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Bernor, R.L. & Pavlakis, P.P. 1987. Zoogeographic relationships of the Sahabi large mammal fauna (early Pliocene, Libya). - pp. 233-254 in: Boaz, N.T., El-Arnauti, A., Gaziry, A.W., Heinzelin, J. de & Boaz, D.D. (eds.), Neogene Paleontology and Geology of Sahabi. - Alan Liss, New York.

Bernor, R.L., Solounias, N., Swisher, C.C. III & Van Couvering, J.A. 1996c. The correlation of three classical "Pikermian" Mammal Faunas – Maragheh, Samos and Pikermi – with the European MN unit system. - pp. 137-156 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Bernor, R.L., Tobien, H. & Woodburne, M.O. 1989. Patterns of Old World Hipparionine evolutionary diversification. - pp. 263-320 In: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (eds.), European Neogene Mammal Chronology. – Plenum Press, New York.

Bruijn, H. de, Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. & Morales, J. 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. - Newsletters on Stratigraphy **26:** 65-118, Stuttgart.

Daams, R. & Freudenthal, M. 1981. Aragonian: The stage concept versus Neogene mammal zones. Scripta Geologica **62:** 1-17, Leiden.

Fahlbusch, V. 1976. Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. - Newsletters on Stratigraphy **5:** 160-167, Stuttgart.

Fahlbusch, V. 1991. The meaning of MN zonation: Considerations for a subdivision of the European continental Tertiary using mammals. - Newsletters on Stratigraphy **24:** 159-173, Stuttgart.

Fortelius, M., Werdelin, L., Andrews, P., Bernor, R.L., Gentry, A., Humphrey, L., Mittmann, H.-W. & Viranta, S. 1996. Provinciality, diversity, turnover, and paleoecology in land mammal faunas of the later Miocene of Western Eurasia. - pp. 414-448 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Garcés, M., Agusti, J., Cabrera, L. & Pares, J.M. 1996. Magnetostratigraphy of the Vallesian (late Miocene) in the Vallés-Penedés Basin (northeast Spain). - Earth and Planetary Science Letters **142:** 381-396, Amsterdam.

Gauch, H.G. 1982. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge Studies in Ecology. - Cambridge University Press: Cambridge.

Kappelman, J., Sen, S., Fortelius, M., Duncan, A., Alpagut, B., Crabaugh, J., Gentry, A., Lunkka, J.P., McDowell, F., Solounias, N., Viranta, S. & Werdelin, L. 1996. Chronology and biostratigraphy of the Miocene Sinap Formation of Central Turkey. - pp. 78-95 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Krijgsman, W., Landereis, C.G., Daams, R. & Van der Meulen, A.J. 1996. Magnetostratigraphic dating of the middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel Basin (Central Spain). Earth and Planetary Science Letters **142:** 367-380, Amsterdam.

Lindsay, E.H. & Tedford, R. 1989. Development and application of land mammal ages in North America and Europe, a comparison. - pp. 601-624 in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V.& Mein, P. (eds.), European Neogene Mammal Chronology. - Plenum Press, New York.

Lunkka, J.P., Fortelius, M., Kappelman, J.W. & Sen, S. in press. Chronology and mammal faunas of the Miocene Sinap Formation, Turkey. - pp.00-00 in: Agustí, J. Andrews, P. & Rook, L. (eds.), European Science Foundation Network on Hominoid Evolution and Environmental Change in Europe, workshop proceedings volume. - Cambridge University Press, Cambridge.

Mein, P. 1975. Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. - pp. 78-81 in: Report on Activity of the RCMNS Working Groups (1971-75), Bratislava.

Mein, P. 1979. Rapport d'activité du groupe travail des vertébrés mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères. Annales Géologiques des Pays Helléniques **3:** 1367-1372, Athens.

Mein, P. 1989. Updating of MN zones. - pp. 73-90 in: Lindsay, E.H., Fahlbusch , V.& Mein, P. (eds.), European Neogene Mammal Chronology. - Plenum Press, New York

Qiu, Z. 1989. The Chinese Neogene Mammalian Biochronology – Its correlation with the European Neogene mammalian zonation. - pp. 527-556 in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V.& Mein, P. (eds.), European Neogene Mammal Chronology. - Plenum Press, New York.

Rögl, F. & Daxner-Höck, G. 1996. Late Miocene Paratethys correlations. - pp. 47-55 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Sen, S. 1996. Present state of magnetostratigraphic studies in the continental Neogene of Europe and Anatolia. - pp. 56-63 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Steininger, F.F., Bernor, R.L. & Fahlbusch, V. 1989. European Neogene marine/continental chronologic correlations. - pp. 15-46 in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V.& Mein, P. (eds.), European Neogene Mammal Chronology. - Plenum Press, New York.

Steininger, F.F., Berggren, W.A., Kent, D.V., Bernor, R.L., Sen, S. & Agusti, J. 1996. Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental correlations of European mammal units. - pp. 7-46 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Swisher, C.S. III. 1996. New $^{40}Ar/^{39}Ar$ dates and their contribution toward a revised chronology for the late Miocene nonmarine of Europe and West Asia. - pp. 64-77 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Woodburne, M.O., Bernor, R.L. & Swisher, C.C. III. 1996. An appraisal of the stratigraphic and phylogenetic bases for the "Hipparion" Datum in the Old World. - pp. 124-136 in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V. & Mittmann, H.-W. (eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. - Columbia University Press, New York.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	259–273	München, 15. 12. 1998

Euphorbioxylon ortenburgense n. sp. from the East Bavarian Molasse with disjunctive ray cell walls

Euphorbioxylon ortenburgense n. sp. aus der ostbayerischen Molasse mit disjunktiven Holzstrahl-Zellwänden

By Alfred Selmeier*)

With 11 text-figures and 2 tables

Abstract

In Tertiary sediments from the northalpine Molasse basin thousands of silicified wood pieces have been collected in the last decades. The new fossil, *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp., is the first record of the family Euphorbiaceae in the miocene gravel-belt of Ortenburg (East Bavarian Molasse). A conspicuous microscopic feature of the fossil are disjunctive ray parenchyma cells, partially disjoined but with contacts maintained through tubular or complex wall processes (IAWA list 1989; feature 113). It is the first record of this extremely rare feature in a Tertiary silicified wood.

Kurzfassung

Zahlreiche mit dem „Ortenburger Schotter" transportierte Kieselhölzer sind aufgrund ihrer xylem-anatomischen Struktur als zwingend „tropisch" einzustufen (Gottwald 1997). Mit *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp. ist erstmals die Familie Euphorbiaceae holzanatomisch nachweisbar. Rezent sind die Euphorbiaceae (290 Gattungen, 7500 Arten) vorwiegend in tropischen Gebieten verbreitet. Der Fossilrest zeigt ein mikroskopisches Merkmal, das selbst bei heutigen Gehölzen äußerst selten ist. Es sind disjunktiv gewachsene Holzstrahl-Zellwände. Dieses eigenartige Merkmal ist unter 342 holzbildenden Familien auf nur 7 beschränkt. Innerhalb dieser 7 Familien sind es jeweils nur wenige Gattungen. Erstmals ist dieses Merkmal (IAWA list 1989; feature 113) an einem tertiären Kieselholz nachweisbar.

Introduction

The wood sample described in this paper was found in the lower miocene gravel-belt of the East Bavarian Molasse, Germany. The sand and gravel pits in the Bavarian „Ostmolasse", especially the locality Rauscheröd, is rich in quantity and diversity of fossil woods (Gottwald

* Prof. Dr. Alfred Selmeier, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München

1997; GREGOR 1982; SELMEIER 1985, 1986, 1989, 1998). The first published microanatomical identification of these woods resulted in the genera *Bombacoxylon* (Bombacaceae), *Carapoxylon* (Meliaceae) and *Grewioxylon* (Tiliaceae). More than 250 wood specimens from Rauscheröd, partly long logs, are deposited in the Bavarian State Collection of Palaeontology and historical Geology, Munich (Collection R. BAUMGARTNER).

Anatomical description

Euphorbiaceae

Euphorbioxylon (FELIX) MÄDEL 1962

Euphorbioxylon FELIX 1887

D i a g n o s i s : Gefäße gleichmäßig verteilt, einzeln oder in radialen Gruppen angeordnet, Durchbrechungen einfach, Tüpfel alternierend, zu den Markstrahlzellen vergrößert; Libriformfasern nicht septiert; Holzparenchym sehr reichlich, apotracheal-diffus, häufig Kristalle in gekammerten Zellen; Markstrahlen 1- bis 5-reihig, bis über ein 1 mm hoch, stark heterogen, in den Zellen häufig Kristalle.

Euphorbioxylon speciosum FELIX 1887 emend MÄDEL 1962

1887 *E. speciosum,* FELIX 1887, p. 522, pl. 25, fig. 4 and 6-7
1962 *E. speciosum,* MÄDEL, p. 304-306, fig. 8.

E u p h o r b i o x y l o n o r t e n b u r g e n s e n. sp.

M a t e r i a l : One silicified specimen, 43 cm long, maximal diameter 17 cm; color reddish-brown with distinct wood structure; leg. Prof. W. JUNG, Inv.-No. BSP 1964 I 486.

L o c a l i t y : Sand and gravel pit Rauscheröd near Ortenburg NW of Passau, map 1:25000 No. 7445 Ortenburg.

S t r a t i g r a p h i c p o s i t i o n : East Bavarian Molasse, Lower miocene gravel stream of the so-called „Ortenbuger Schotter"; according HEISSIG (1997, tab. p. 9) Mammal Neogene zone (MN 4b), OSM unit A, sedimentary cyclus O. Indications as to were the silicified woods originated are not available (GOTTWALD 1997: 5).

A g e : Lower miocene gravel stream „Ortenburger Schotter".

M i n u t e a n a t o m y
Fig. 1-11

The present description is based on 4 thin slides. The petrified wood consists of only secondary xylem without bark. It is in some regions poorly preserved. The decayed wood tissue obscures some critical anatomical features.

G r o w t h r i n g s

Indistinct or absent, partly invisible, faint, poorly defined boundaries by flattened latewood fibres and marked by a higher vessel frequency per square millimeter in early wood (Fig. 1-2), growth ring zones e.g. 1,8, 1,7, 1,5, 1,2, 1,9, 2,0, 2,0, 1,6 mm..

V e s s e l s

Diffuse-porous, solitary (95%), seldom multiples of 2-(3), vessels oval in outline (Fig. 2), tangential diameter 35- 56 -(68) µm, e.g. tangential 56 µm, radial 91 µm, vessel element length

50-161 (mean 90) µm, vessel perforations simple (Fig. 6), plates are generally horizontal to slightly declined, pits crowded (Fig. 7), alternate and probably vestured, aperture generally linear and usually horizontal, 5-6 µm, e.g. horizontal distance of 49 µm cell wall about 7-8 pits in tangential view. Vessel-ray pitting oval to elongated or gash-like, e.g. horizontal distance 14 µm, vertical 3 µm.

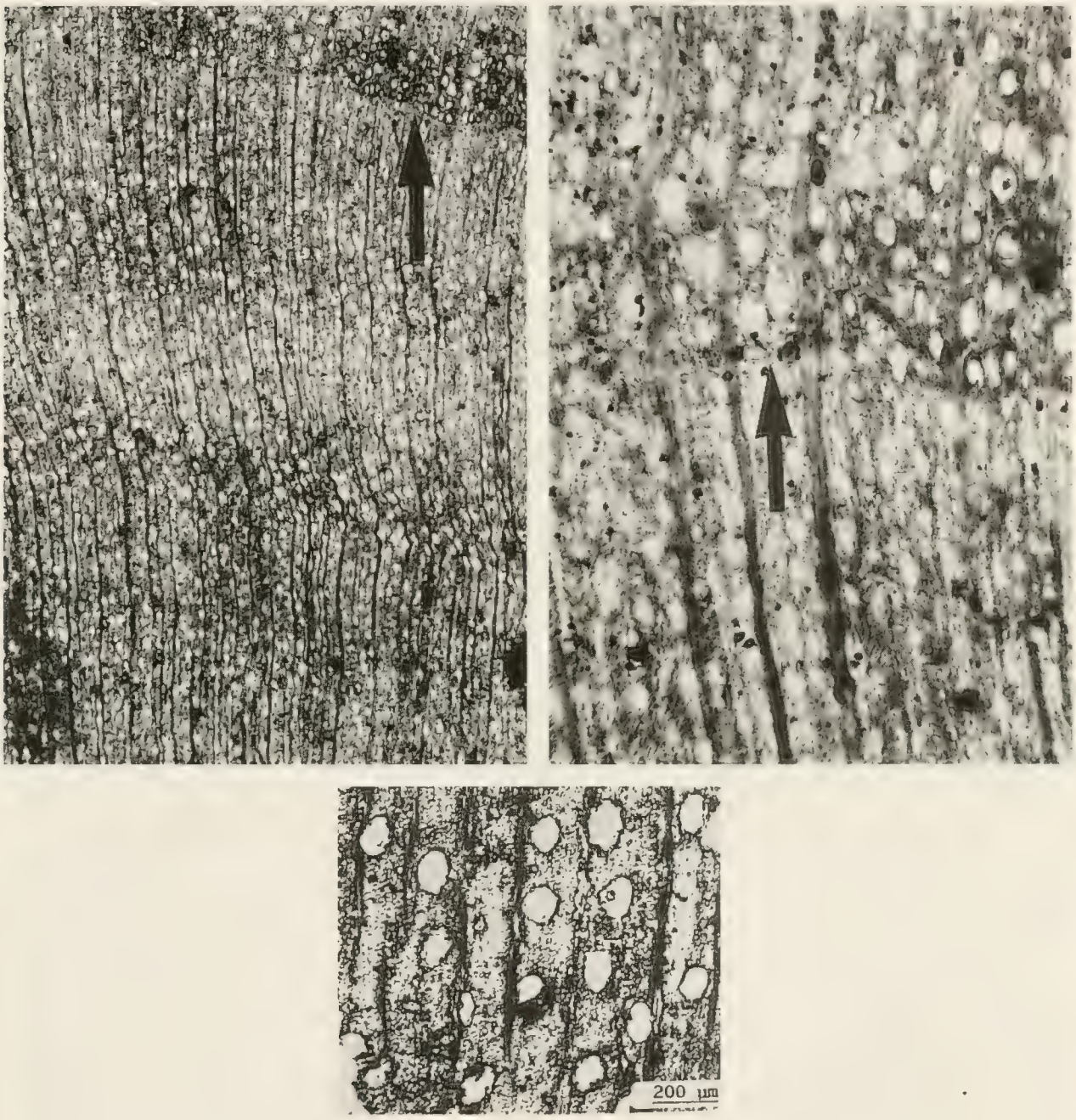


Fig. 1. Cross sections (BSP 1964 I 486). Diffuse porous wood with indistinct growth rings, marked by differences of vessel dimensions (arrows) - left x 20, right x 40 For comparison (below): *Euphorbioxylon speciosum* (Pons 1987).

Fibres

Ground tissue fibres occur continuously throughout the wood, not well preserved, oval to sligthly angular in cross-section, arranged in 2 - 7 rows between two rays, not thick-walled, without bordered pits, nonseptate.

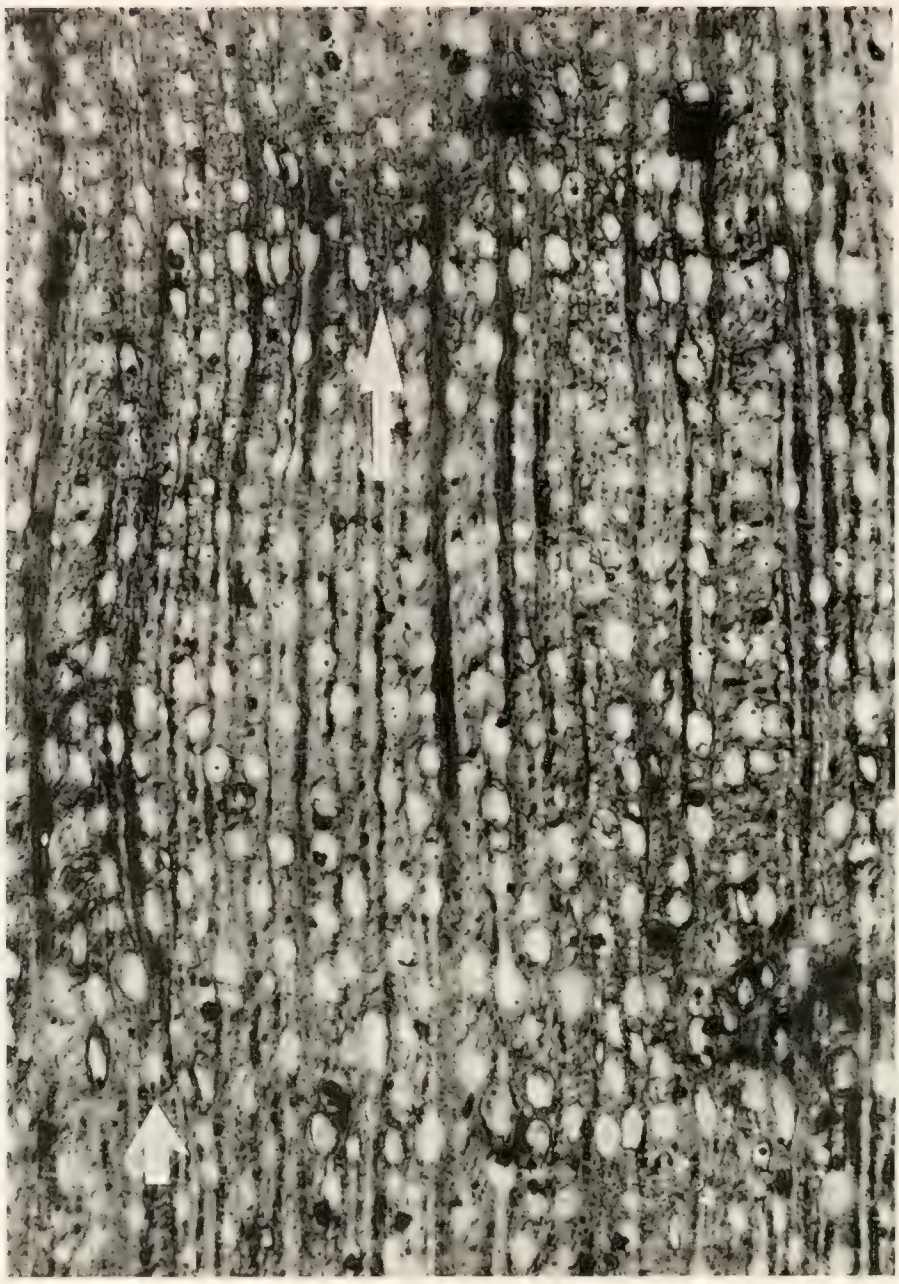


Fig. 2. Cross section (BSP 1964 I 486). Diffuse porous wood with two indistinct growth ring boundaries (arrows), uni- and multiseriate dark rays and small, oval-shaped solitary vessels; x 45

Axial parenchyma

Absent or extremely rare, invisible due decayed wood tissue (?).

Rays

Uniseriate and 3-4(5)seriate, closely spaced and markedly heterocellular (KRIBS I, IIA; CARLQUIST 1988: 179, I-IIA); rays 300 µm - 3,4 mm high, a) uniseriate rays very few, consisting wholly of upright cells, e.g. 7-16 cells (560-980 µm) high, 17-19 µm in width; b) rays often composed with vertical uni- and multiseriate sections and 2- 3,4 mm high (Fig. 4-5), multiseriate rays with 3-4(5) cells (28-70 µm), e.g. 3seriate ray (35 µm) large and 8 cells (217 µm) high, 4seriate rays (63-70 µm) large, 19-31 cells (133-840 µm) high; procumbant ray cells in tangential section generally 25 µm high, upright cells 60 - 70 µm high; multiseriate rays with long marginal rows of uniseriate cells; some solitary crystals visible; disjunctive ray parenchyma cell walls present (Fig. 6-8, 10-11), abundant and well preserved, different microscopic view in tangential

or radial section, feature No. 113 (IAWA list 1989), visible only in the upright ray cells, not in the procumbant cells; 5 - 7 multiseriate rays per mm.

Features according IAWA list (1989): 2, 5, 9, 16, 22, 24, 29, 30, 41, 66, 70, 75, 97, 102, 108, 110, 113 (disjunctive ray parenchyma cell walls), 116.

D i a g n o s i s

G r o w t h r i n g s : indistinct or vague, some regions with a lower vessel frequency, with smaller vessels accompanied by a change in fiber wall thickness. V e s s e l s : Diffuse porous, the small pores evenly distributed, more than 95 % solitary, without radial multiples of 2-5, solitary vessels oval in outline, tangential diameter 35 - 56 µm, vessel frequency from 46 to 58 per sq. mm; perforation plates exclusively simple, vessel element lengths ranging from 50 - 161 µm, end walls horizontal, pits crowded alternate, 5 µm; vessel-parenchyma pits variable in outline, horizontally enlarged, gash-like, oval rounded, ? thin-walled, tyloses in the vessels. F i b r e s : Non-septate, no pits observed, thin- to thick-walled. A x i a l p a r e n c h y m a : Indistinct, not clearly visible, absent to rare. R a y s : Uniseriate rays with upright cells present, but not abundant, predominantly 3-4(5)seriate rays, all rays markedly heterocellular, multiseriate rays often vertically fusiform with some uni- and multiseriate sections, marginal rows with upright or oblique divided cells; disjunctive ray parenchyma cell walls abundant; 6-8 rays per mm.

Fig. 3. Tangential sections (BSP 1964 I 486). Rays markedly heterocellular, composed often with uni- and multiseriate sections; left x 70, right x 70

Affinities

Comparison with extant woods

The types of extant wood with combinations of characters similar to the fossil wood were determined using family descriptions in „Anatomy of the Dicotyledons" (Metcalfe & Chalk, 1950) and other standard references: Brazier & Franklin (1961), Carlquist (1988), Gregory (1994), Ilic (1991), Jannssonius (1934), Kribs (1968), Miles 1978, Record (1938), Record & Hess (1943), Wagenführ & Scheiber (1985).

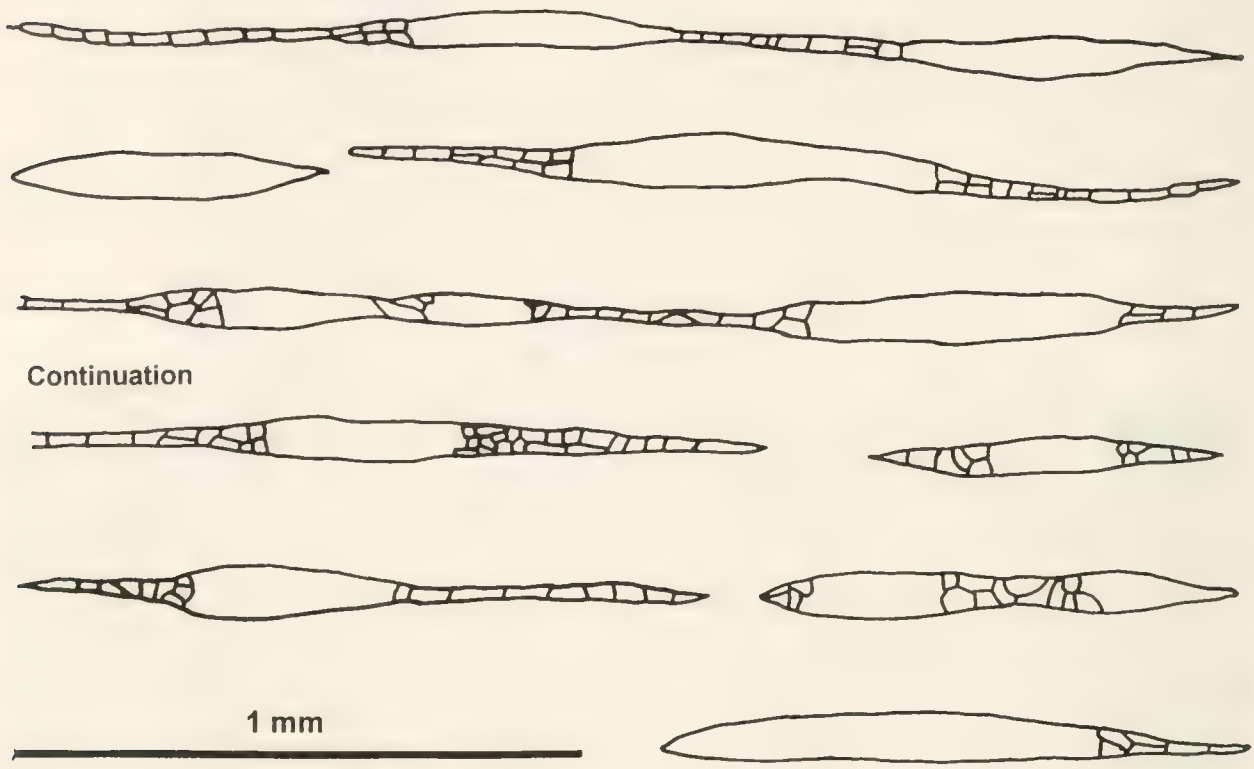


Fig. 4. Tangential section (BSP 1964 I 486). Typical forms of uni- and multiseriate rays

The combination of vessels solitary (not in short radial multiples), exclusively simple perforation plates, crowded alternate and ? vestured pits, enlarged gash-like vessel-ray parenchyma pitting, axial parenchyma absent or indistinct, fibres non-septate, rays distinct heterocellular, 1-4seriate, multiseriate rays up to 3,4 mm high, rays vertically often composed in uni- and multiserate sections occurs in a number of extant dicotyledonous families. But the feature „disjunctive ray parenchyma cell walls" in combination with all the above mentioned features is typically and only present in some genera of the Euphorbiaceae, Group B, *Crotonoideae* (Metcalfe & Chalk 1950, p.1223-1235). According to the IAWA list (1989) some Euphorbiaceae and other families have disjunctive ray parenchyma cell walls.

No extant wood could be find, neither in anatomical descriptions nor in the xylothec, which corresponds in all features with the present fossil wood from Rauscheröd.

Disjunctive ray parenchyma cell wall

The ray parenchyma cells are partially disjoined but with contacts maintained through tubular or complex wall processes (IAWA list 1989).

The ray cells appear to have pulled apart from each other prior to maturation and which therefore are interconnected to each other by fingerlike processes or other restricted points of

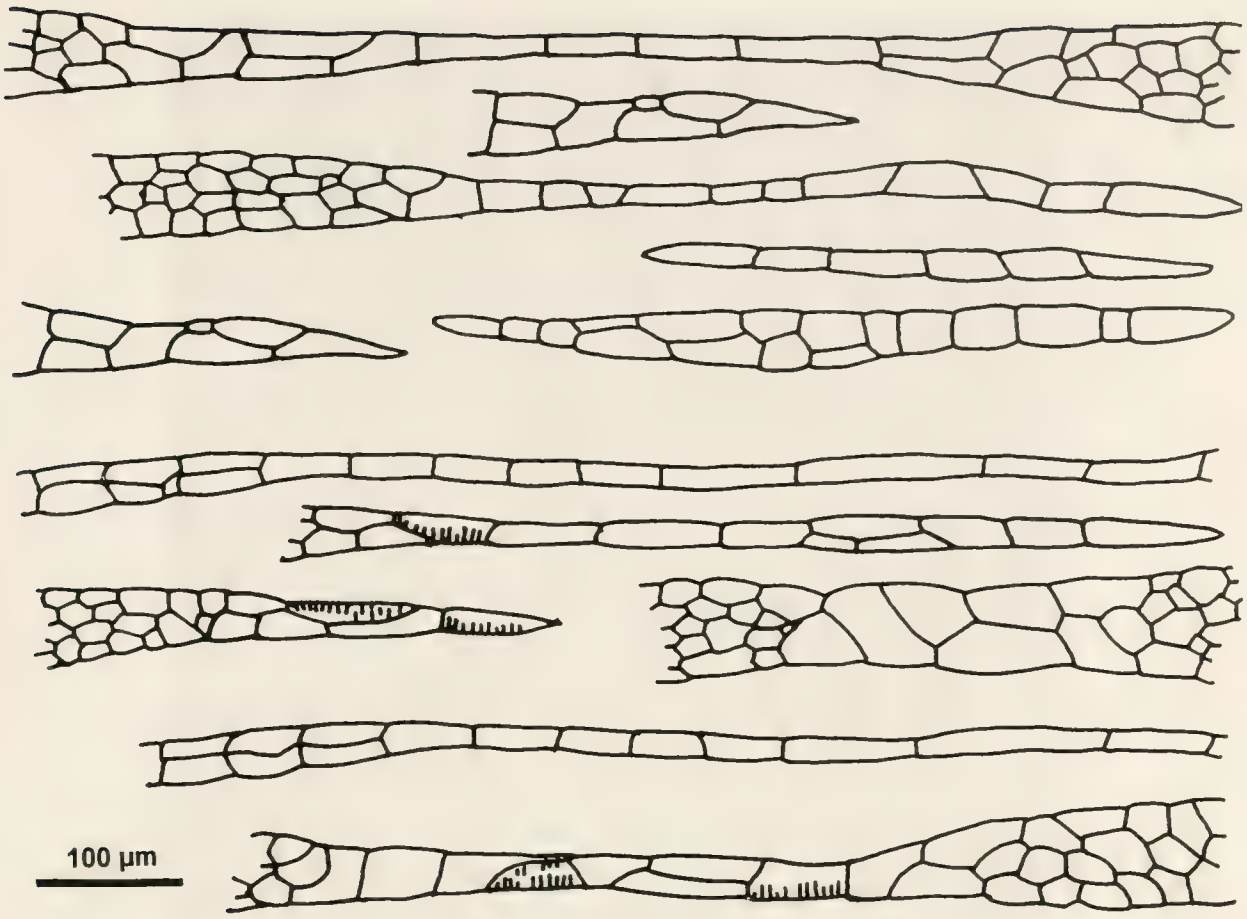


Fig. 5. Tangential section (BSP 1964 I 486). Typical forms of uni- and multiseriate rays.

contact (Carlquist 1988: 210-211). They have been reported in some genera of 7 families: Apocynaceae, Buxaceae, Euphorbiaceae (*Croton oligandrus*, *Glycidendron amazonicum*, *Suregada laurina*), Malpighiaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Sapotaceae.

Comparison with thin slides

Xylothec Dr. D. Grosser, Institute of Wood Research, University Munich, Stern's Index Xylariorum p.229-230 (Stern 1988):

Controlling all in Munich available thin slides of Euphorbiaceae (42 genera) in the xylothec, only *Sebastiana brasiliensis,* RAKF No. 9053, has distinct disjunctive ray parenchyma cell walls (Fig. 8). The author is grateful to Dr. D. Grosser, Munich, for help to find thin slides of a modern Euphorbiaceae with features No 113, IAWA list 1989.

S. brasiliensis (90 species), subfamiliy Euphorbioideae (Crotonoideae; Hippomaneae) is widespread in tropic regions of America.

Comparison with fossil woods

Paraphyllanthoxylon Bailey 1924

Numerous *Paraphyllanthoxylon* species have been described from Cretaceous aud Tertiary sediments in Europe, India, Japan, North America and South Africa. Systematic relationship of *Paraphyllanthoxylon* have been extensively discussed since 1984 (Herenden 1991, Wheeler 1991 a,b,c). Bailey (1924) chose the name to indicate a similarity in microscopic structure between a fossil wood and the Euphorbiaceae genera *Phyllanthus* and *Bridelia.* However, the relationship is somewhat uncertain because of similarities of (9-12) other families (e.g. Anacardiaceae, Burseraceae, Flacourtiaceae, Lauraceae).

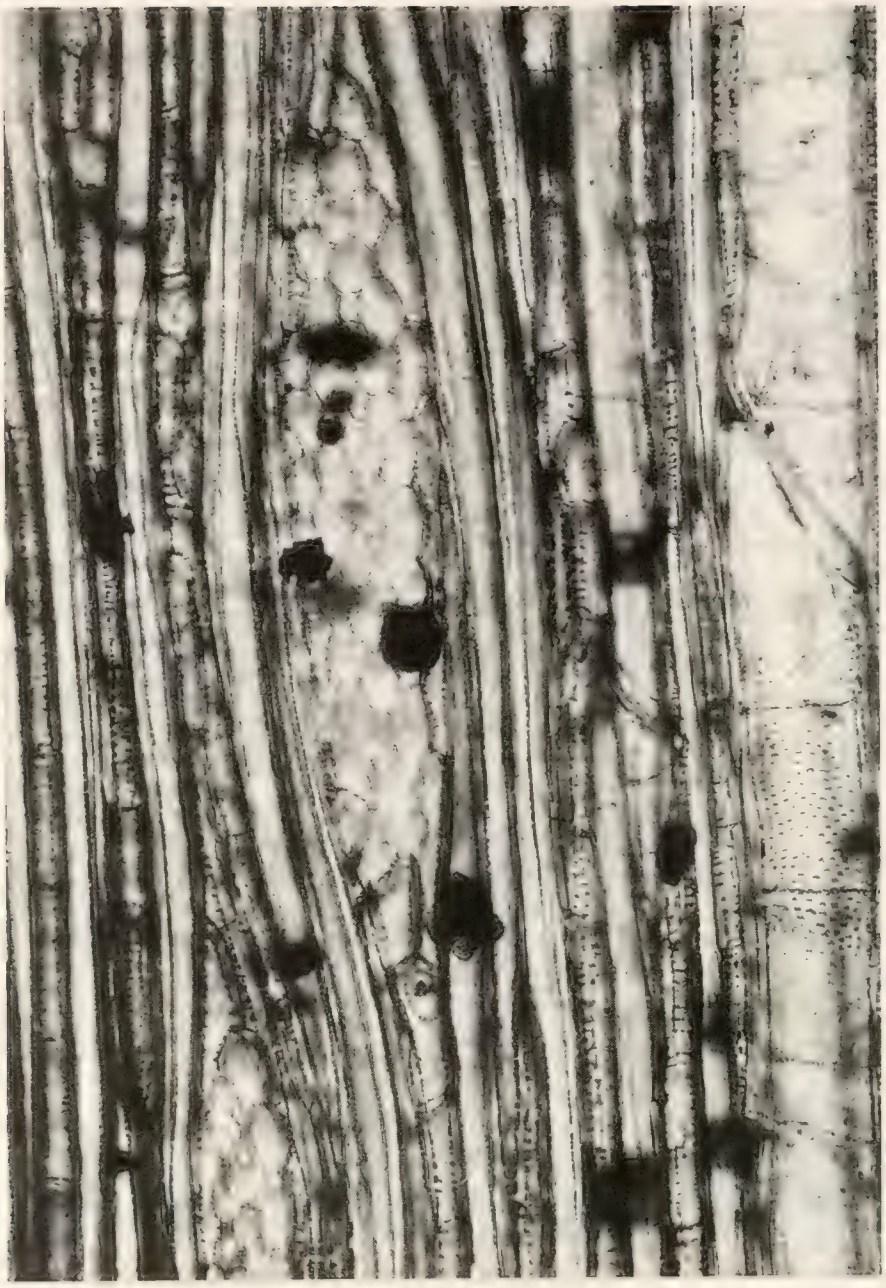


Fig. 6. Tangential section (BSP 1964 I 486).Vessels with simple perforations and crowded alternate pits, fibres nonseptate. Note: Disjunctive ray parenchyma cell walls; x 170

Paraphyllanthoxylon differs in the following qualitative features from *Euphorbioxylon ortenburgense:* vessels mostly in radial multiples, fibres septate; there is not a single record of a silicified *Paraphyllanthoxylon* wood with disjunctive ray parenchyma cell walls.

Euphorbioxylon (Felix) Mädel 1962

So far only few silicified woods of the family Euphorbiaceae are known from Europe (Greguss 1969). The combination of the antomical features exhibited by the fossil wood from Rauscheröd indicates the nearest relation to *Euphorbioxylon speciosum* (Pons 1987). The present fossil wood shares the majority of qualitative features (Tab. 1), but it differs distinctly a) in tangential diameter of vessels, b) in parenchyma frequency. One of the striking (qualitative ?) features of the present fossil wood are the disjunctive ray parenchyma cell walls. Therefore the silicified wood from Rauscheröd clearly differs mainly in 3 features from *E. speciosum* (Pons 1987) and represents a new species: *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp.

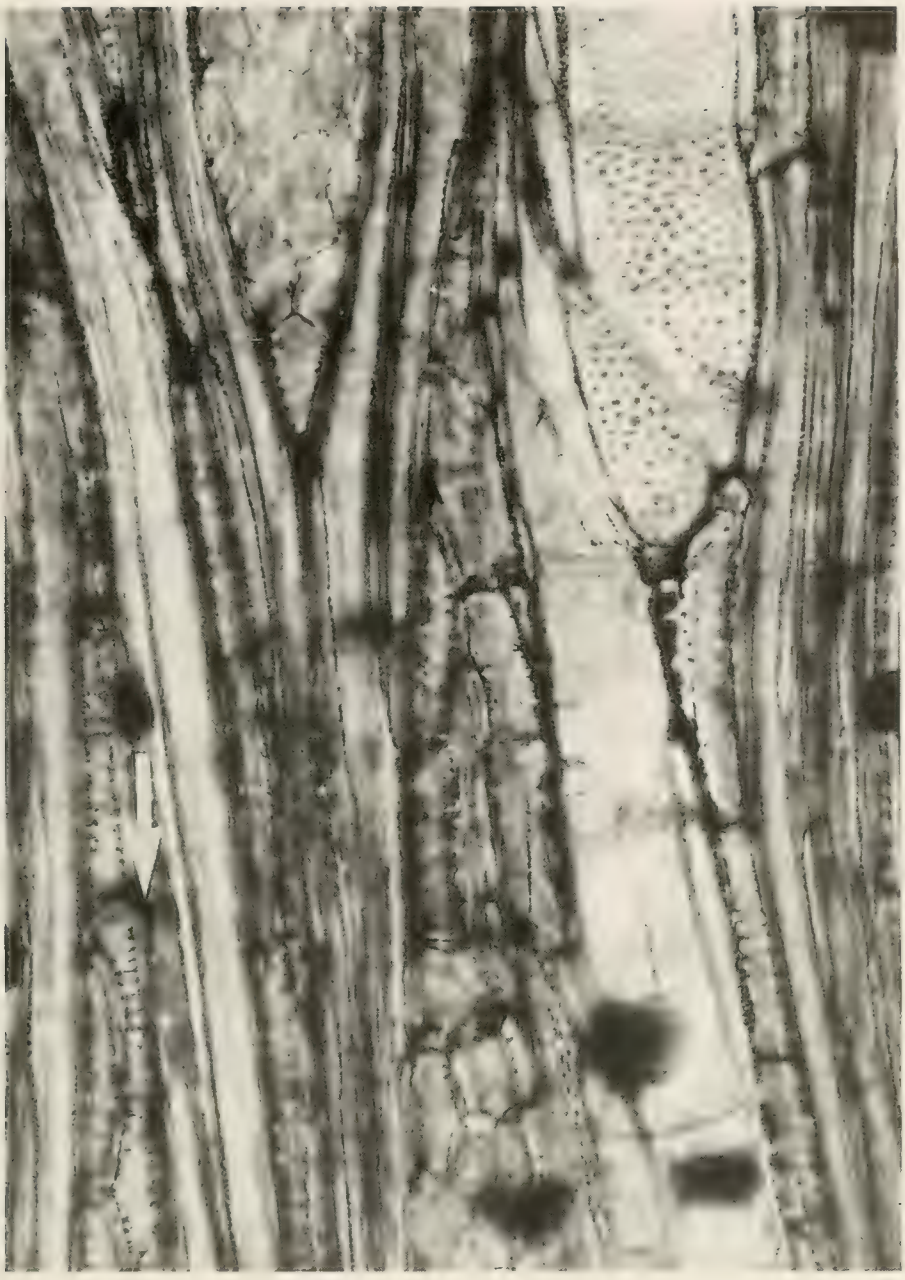


Fig. 7. Tangential section (BSP 1964 I 486).Vessels with simple alternate, (?) vestured pits. Note: disjunctive ray parenchyma cell walls (arrow). x 280.

41 paleogene silicified woods from the East Bavarian Molasse, locality Rauscheröd, have been identified anatomically by Gottwald (1997). With regard to the climatic demands, the comparative extant genera (Tab. 2) require exclusive tropical temperatures for their growth (Gottwald 1997: 6)

Therefore, the possible origin and fossil biotyp of these tropical woods with the new family Euphorbiaceae "are to be searched for in an Eocene coastal strip, formerly east to southeast of Ortenburg."

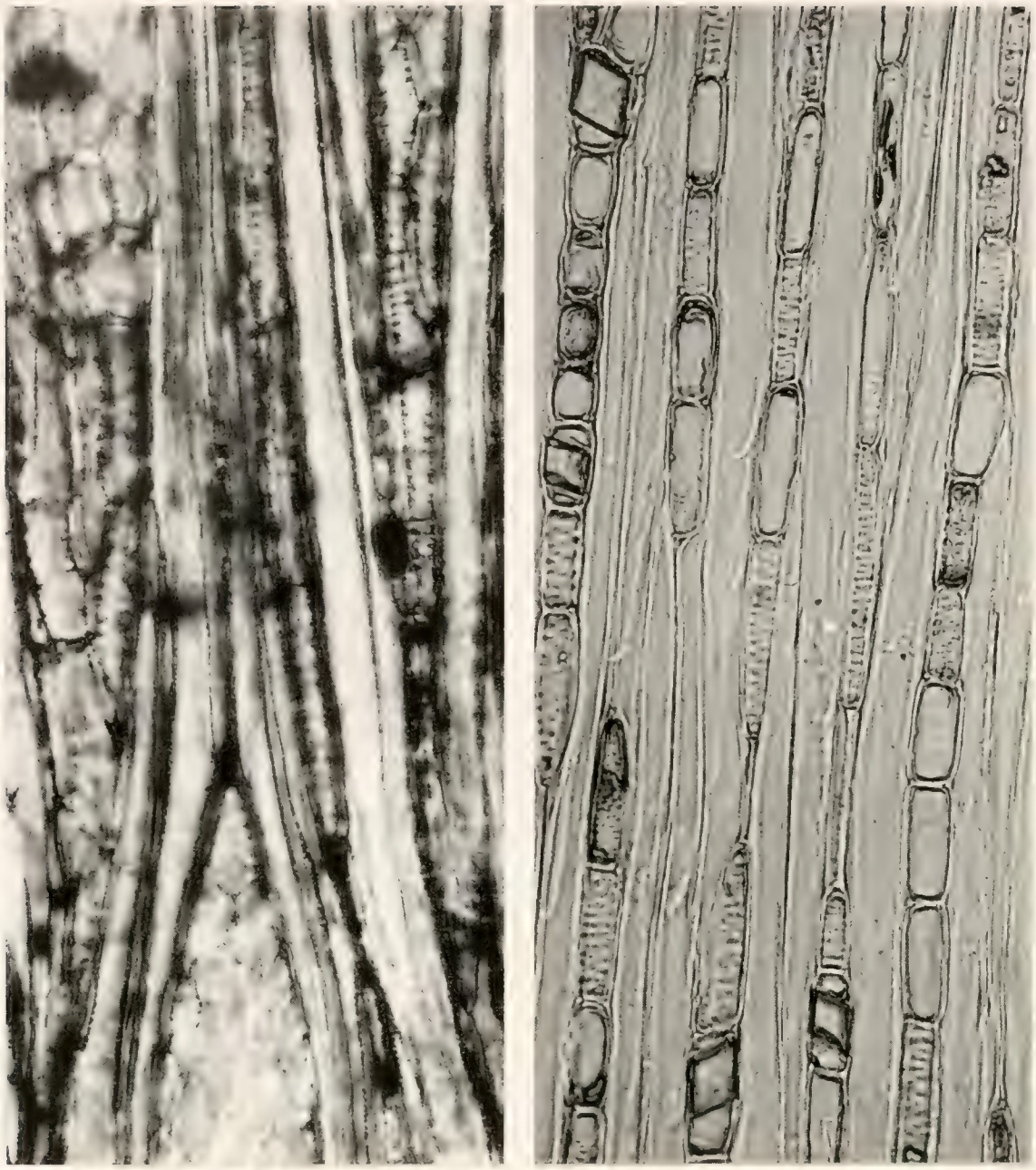


Fig. 8. Left *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp., right Euphorbiaceae *Sebastiana brasiliensis*, RAKF Nr. 9053, xylothec Dr. D. GROSSER, Munich. Tangential sections: Comparison of disjunctive parenchyma cell walls between the silicified and the modern wood; left x 280, right x 280

Table 1. Comparison of the fossil wood from Rauscheröd with *Euphorbioxylon* (Felix) emend. Mädel 1962.

	Euphorbioxylon speciosum Pons 1987	*Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp.
Locality	Cretaceous of Columbia	East Bavarian Molasse
Growth rings	indistinct	indistinct
Vessels		
arrangement	diffuse-porous	diffuse-porous
groupings	solitary, 98 %	solitary
per square millimetre	mean 6-9	72
tang. diameter	mean 100-200 µm	35-56 µm
element length	mean 250-400 µm	50-161 µm
perforation	simple	simple
intervessel pits	not visible	alternate, 5 µm
vessel/-ray pitting	gash-like	gash-like
Axial parenchyma	abundant	rare or not visible
Fibres	nonseptate	nonseptate
Rays		
width	uniseriate , 2 - 6	uniserriate, 2-4(5)
heigh	max. 2,9 mm	3,4 mm
per millimetre	8-12	5-7
cellular composition	heterocellular	heterocellular
	Kribs I, IIB	Kribs I, II B
disjunctive cell walls	**absent**	**present**

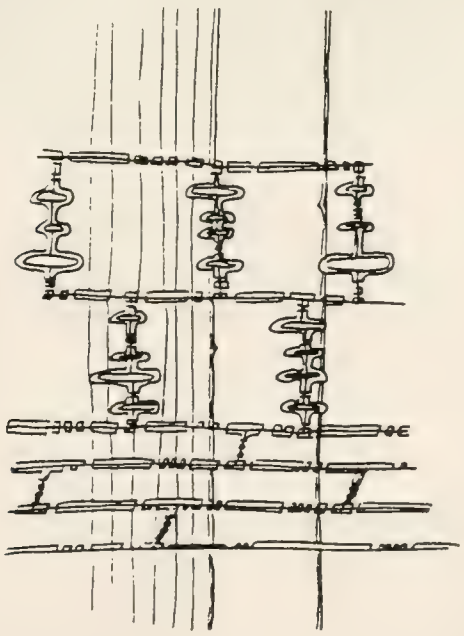


Fig. 9. Radial section. Part of a heterocellular ray. Disjunctive ray cells with tubular processes between adjacent walls in the upright cells.

Fig. 10. Radial section (BSP 1964 I 486). Vessel-ray pitting gash-like (arrow) or oval-shaped. Note: All vertical walls of the upright ray cells have disjunctive cell walls; x 360, photo D. GROSSER

Acknowledgements

Thanks are due to Dr. D. GROSSER for facilities in the xylothec and laboratory, Institute of Wood Research, University Munich. Technical assistance: H. MERTEL (thin sections), G. BERGMEIER and R. R. ROSIN (film procession, prints).

Table 2. Silicified wood samples, anatomical structure needs a tropical climate, from Lower Miocene gravel-belt „Ortenburger Schotter", Bavarian East Molasse. - Indications as to were these fossils originated are not available (GOTTWALD 1997).

	Number of woods			Extant genera	
Fossil Taxa	GOTTWALD	SELMEIER	Total	Climate	Distribution
Meliaceae					
Carapoxylon	8	46	55	tropical	Asia, Australia
Cedreloxylon	1		1	tropical	Asia, Australia
Tiliaceae					
Grewioxylon	7	19	26	tropical	Asia
Lauraceae					
Cinnamomoxylon	4	9	13	tropical	Asia
Flacourtiaceae					
Homalioxylon	1	2	3	tropical	Asia
Bombacaceae					
Bombacoxylon	3	2	5	tropical	Asia
Ebenaceae					
Euebenoxylon	1		1	tropical	Asia, Africa
Eudiospyroxylon	1		1	tropical	Asia, Africa
Euphorbiaceae					
Euphorbioxylon		1	1	tropical	Tropic ZONES
	26	**79**	**106**		

References

BAYLEY, I. W. (1924): The problem of identifying the wood of Cretaceous and later dicotyledons. - *Paraphyllanthoxylon arizonense*. - Ann. Bot., **34**: 439-451.

BRAZIER, J. D. & FRANKLIN, G. L. (1961): Identification of hardwoods. A microscopic key. - Forest products research, Bull., **46**: VIII+96 p., 32 pls.; London (Her Majesty´s Stationery Office).

CARLQUIST, S. (1988): Comparative Wood Anatomy. - 436 p., numerous figs.; Berlin, etc. (Springer).

FELIX, J. (1887): Untersuchungen über fossile Hölzer, III. - Z. dt. geol. Ges., 39: 517-528, pl. 25; Berlin.

GOTTWALD, H. (1997): Alttertiäre Kieselhölzer aus miozänen Schottern der ostbayerischen Molasse bei Ortenburg. - Documenta naturae, **109**: 1-60, 24 Abb., 9 Taf., 4 Tab.; München.

GREGOR, H.-J. (1982): Ein verkieselter Baumstamm aus dem Ortenburger Schotter. - Documenta naturae, 12: 38-39, 2 Taf.; München.

GREGORY, M. (1994): Bibliography of systematic wood anatomy of Dicotyledons. - IAWA Journal Supplement 1, 265 p.; Leiden (Rijksherbarium).

GREGUSS, P. (1969): Tertiary angiosperm woods in Hungary. - 151 p., 2 tabs., 18 maps, 93 pls.; Budapest (Akadémiai Kiadó).

HEISSIG, K. (1997): Eine Lokalzonierung der Oberen Süsswassermolasse Bayerns und ihre biostratigraphische Korrelation. - Treffen der Molasse-Geologen 1997, 12.-13.12. in Laimering/Augsburg, S. 8-9; München (Kurzfassung Vorträge).

HERENDEEN, P. S. (1991): Lauraceous wood from the mid-Cretaceous Potomac group of eastern North America: *Paraphyllanthoxylon marylandense* sp. nov. - Rev. Paleobot. Palynology, **69**: 277-290, 5 pls., 3 tabs.; Amsterdam.

Fig. 11. Radial section (BSP 1964 I 486). Heterocellular rays. Vertical cell walls of the procumbent (quadratic) and uprigth ray cells with disjunctive cell walls; x 170

IAWA Committee on Nomenclature (1989): IAWA list of microscopic features for hardwood identification (eds. Wheeler, E. A., Baas, P., Gasson, P.E.) - IAWA Bull., n.s., **10**: 219-332, 190 figs.; Leiden (Rijksherbarium).

Ilic, J. (1991): Csiro Atlas of Hardwoods. - 525 p; numerous pls.; Berlin, etc. (Springer).

Janssonius, H. H. (1934): Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Euphorbiaceae, **5**: 442-809; Leiden.

Kribs, D. A. (1968): Commercial foreign woods on the american market. - I-IX, 241 p., 480 figs.; New York (Dover Publ. Inc.).

Madel, E. (1962): Die fossilen Euphorbiaceen-Hölzer mit besonderer Berücksichtigung neuer Funde aus der Oberkreide Süd-Afrikas. -Senck. leth., **43**: 283-321, 8 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; Frankfurt a. M.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (1950): Anatomy of the Dicotyledons, 2 vols. - 1500 pp., 317 figs., 11 pls.; Oxford (Clarendon Press).

Miles, A. (1978): Photomicrographs of world woods. - IV+233 p.; London (Her Majesty´s Stationary Office).

Pons, D. (1987): Les affinités *d'Euphorbioxylon speciosum* (Felix) Mädel (Euphorbiaceae) bois fossile du Tertiaire de Colombie.- 117 Congrès nat. Soc. savantes, Lyon, Sc., fasc.**II**: 87-104, 6 fig., 3 pls.; Lyon.

Record, S. J. (1938): The american woods of the family Euphorbiaceae. - Trop. Woods, **54**: 7-40; New Haven.

Record, S.J. & Hess, R. W. (1943): Timbers of the New World. - 640 pp.; New Haven (Yale School of Forestry).

Selmeier, A. (1985): Jungtertiäre Kieselhölzer (Bombacaceae, Tiliaceae, Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). - Münchner Geowiss. Abh., Reihe A, Geologie und Paläontologie, **6**: 89-140, 9 Abb., 10 Taf.; München.

Selmeier, A. (1986): Jungtertiäre Kieselhölzer aus Rauscheröd (Niederbayern). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **86**: 249-260, 2 Abb., 2 Taf.; Frankfurt a. M.

Selmeier, A. (1989): Ein verkieselter Mahagonistamm (Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter. - Naturwiss. Z. für Niederbayern, **31**: 81-106, 15 Abb.; Landshut.

Selmeier, A. (1998): Aufsammlungen von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich. - Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **38**; München.

Stern, W. L. (1988): Index Xylariorum. Institutional wood collections of the world, 3. - IAWA Bull., n.s., **9**: 203-252; Leiden (Rijksherbarium).

Wagenführ, R. & Scheiber, C. (1985): Holzatlas. - 720 S., 890 Abb.; Leipzig (VEB).

Wheeler, E. A. (1991a): Paleocene dicotyledonous trees from Big Bend National Park, Texas: Variability in wood types common in the Late Cretaceous and early Tertiary, and ecological inferences. - Am. J. Botany, **78**: 658-671, 9 figs., 6 tabs.

Wheeler, E. A. (1991b): Fossil wood database 11 March 1991. - 32 p.; Raleigh, USA (North Carolina State University).

Wheeler, E. A. (1991c): Database references: March 1991. 21 p.; Raleigh, USA (North Carolina State University).

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	38	275–300	München, 15. 12. 1998

Aufsammlungen von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich

Assemblages of silicified woods from Tertiary sediments collected in southern Germany, Switzerland and Austria

Von Alfred Selmeier*

Mit 10 Abbildungen und 7 Tabellen

Herrn Prof. Helmut P. J. Gottwald zur Vollendung des 80. Lebensjahres gewidmet

Kurzfassung

Berichtet wird über den derzeitigen Stand der Aufsammlung von Kieselhölzern aus dem nordalpinen Molassebecken. Privatsammler, Geologen und Paläontologen haben bei Geländebegehungen mehr als 11000 Einzelstücke verkieselter Hölzer gefunden. Die Holzreste stammen von nahezu 500 verschiedenen Lokalitäten, überwiegend von Fundstellen aus Süddeutschland und Österreich.

Abstract

About 500 localities bearing more than 11000 fossil wood samples are known in the Tertiary sediments of the northalpine Molasse Basin. The comprehensive fossil plant material is subject of ongoing investigations. A number of wood identifications is presented in this paper. Details concerning the geological, palaeobotanical and biostratigraphical situation in the Molasse basin have been published (Jung & Mayr 1980; Gregor 1982a; Heissig 1989, 1997; Kälin 1993, 1997; Kovar-Eder 1986, 1988; Unger 1989; Ziegler & Fahlbusch 1986).

Einleitung
1. Aufsammlungen in der Schweiz 277
2. Aufsammlungen in Österreich 281
3. Aufsammlungen in Süddeutschland 283
3.1 Südliche Frankenalb 283
3.2 Region Neuburg a.d. Donau 285
3.3 Region Schrobenhausen-Aichach 285
3.4 West-Molasse 286
3.5 Region Deggendorf a. d. Donau 286
3.6 Neuburger Wald bei Passau 286

* Prof. Dr. Alfred Selmeier, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München

3.7 Ortenburger Schotter 287
3.8 Aufsammlungen im Überblick 288
4. Identifizierte Holzfunde 290
4.1 Farnbäume, Nadel- und Laubhölzer 290
4.2 Palmenhölzer 291
5. Dank 293
6. Literatur 297

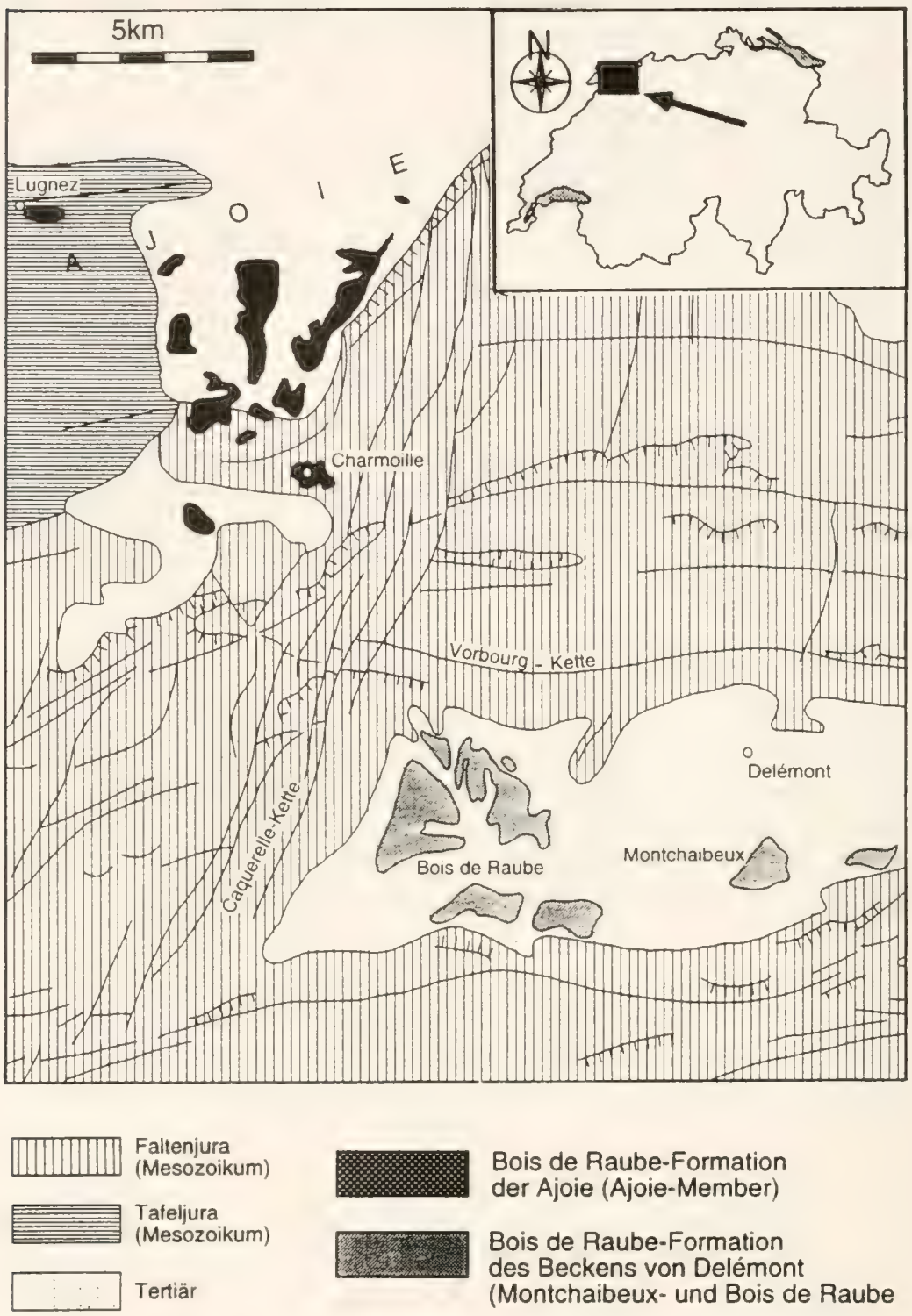


Abb. 1: Geographische Übersicht und Verbreitung der Bois de Raube-Formation im tertiären Delsberger Becken. Verändert nach KÄLIN (1997).

Einleitung

Neben dem klassischen Vorkommen tertiärer Holzreste in den großen Braunkohlenfeldern Deutschlands und benachbarter Gebiete existieren in Europa umfangreiche Aufsammlungen tertiärer Kieselhölzer. Sie stammen vorwiegend aus Frankreich, Griechenland (Lesbos), Österreich, Rumänien, der Schweiz, aus Süddeutschland und Ungarn. Der vorliegende Beitrag berichtet über die größeren Aufsammlungen von verkieselten Holzresten aus tertiären Schichten im nordalpinen Molassebecken. Entstanden im Tertiär, ist es ein asymmetrisches, orogenes Vorlandbecken am nördlichen Rand entlang der Alpen. Für seine Entstehung vom Obereozän bis Obermiozän werden 30 Millionen Jahre angenommen (Erl. Geol. Kt. Bayern 1: 500 000, 1996).

Das Molassebecken, etwa 1000 km lang, beginnt im Westen im Gebiet des Genfer Sees. Die Molasseschichten der Schweiz setzen sich in Süddeutschland und Österreich bis zum Ostende der Alpen fort.. In Bayern ist das Molassebecken maximal etwa 130 km breit und geographisch als Tertiäres Hügelland bekannt. Das österreichische Molassegebiet verengt es sich bei St. Pölten auf knapp 10 km und erweitert sich in Niederösterreich wieder auf eine Breite von 25-30 km.

Die nahezu 5000 m mächtigen Ablagerungen des Molassebeckens sind ein unerschöpfliches Reservoir sowohl für Zoofossilien als auch für pflanzliche Fossilreste. Seit 1950 erfolgten im bayerischen Molassegebiet bei planmäßigen Geländebegehungen umfangreiche Aufsammlungen von pflanzlichem Fossilmaterial (Blätter, Samen, Früchte, Blütenstaub, Hölzer). Gefunden und inventarisiert wurden u.a. Tausende von Einzelstücken versteinerter Hölzer. Soweit global überschaubar und aus der vorhandenen Literatur ersichtlich, sind die etwa 12000 verkieselten Holzrestfunde des europäischen Molassebeckens die weltweit umfangreichste Aufsammlung verkieselter Tertiärhölzer.

1. Aufsammlungen in der Schweiz

Delsberger Becken

Fundstellen von Kieselhölzern sind in der Schweiz, im Vergleich zu Österreich und Süddeutschland, relativ selten. Die Literatur erwähnt bisher nur etwa 15 Fundorte. Zwei ältere Beispiele sind *Palmoxylon lausonianum* aus Lausanne (Stenzel 1904) und verkieselte *Laurinoxylon*-Stämme aus der oberen Meeresmolasse an der Urnäsch bei St. Gallen (Büchi & Hofmann 1945). Eine systematische und erfolgreiche Suche nach versteinerten Hölzern begann in der Schweiz erstmals vor etwa 30 Jahren im Delsberger Becken. Die Hölzer stammen aus der geröllreichen, mittel- bis obermiozänen Bois de Raube-Formation der Nordwest-Schweiz.

Herr Dr. Rudolf Buxtorf, Geologe in Basel, entdeckte im westlichen Teils des Delsberger Beckens bei etwa 90 ganztägigen Begehungen ab 1971 insgesamt 715 Kieselhölzer. Fundort, Struktur, Färbung, Maße und Gewicht aller Einzelfunde sind protokolliert. Die Sammlung R. Buxtorf wird im Naturhistorischen Museum Basel aufbewahrt. Die Sammlung umfaßt Hölzer, Fundprotokolle und Dünnschliffe sowie 160 Mikrofotos, aufgenommen von Herrn Dr. D. Grosser, Institut für Holzforschung, Universität München.

Bei einer gemeinsamen Suche nach Kieselhölzern im März 1974 erläuterte Herr Dr. Buxtorf dem Verfasser vor Ort die geologische Situation und die auffallende Fremdartigkeit der Geröllkomponenten. Das Delsberger Becken, 34 km SW von Basel, ist ein von gefalteten Juraschichten umrandetes Tertiärbecken, 415-472 m über NN. Die Bois de Raube (Robe)-Formation des Delsberger Beckens stellt den älteren mittelmiozänen Anteil der Vogesen-

schüttung dar (Abb. 2), altersmäßig eingestuft in die Säuger-Einheiten MN 7 bis MN 9 (ca. 14-11 Ma.). Die biostratigraphische Altersdatierung stützt sich auf 36 verschiedene Säuger-Taxa, enthalten, ausgeschlämmt und entdeckt in 2 t Sedimentmaterial (KÄLIN 1997, Tab. 4).

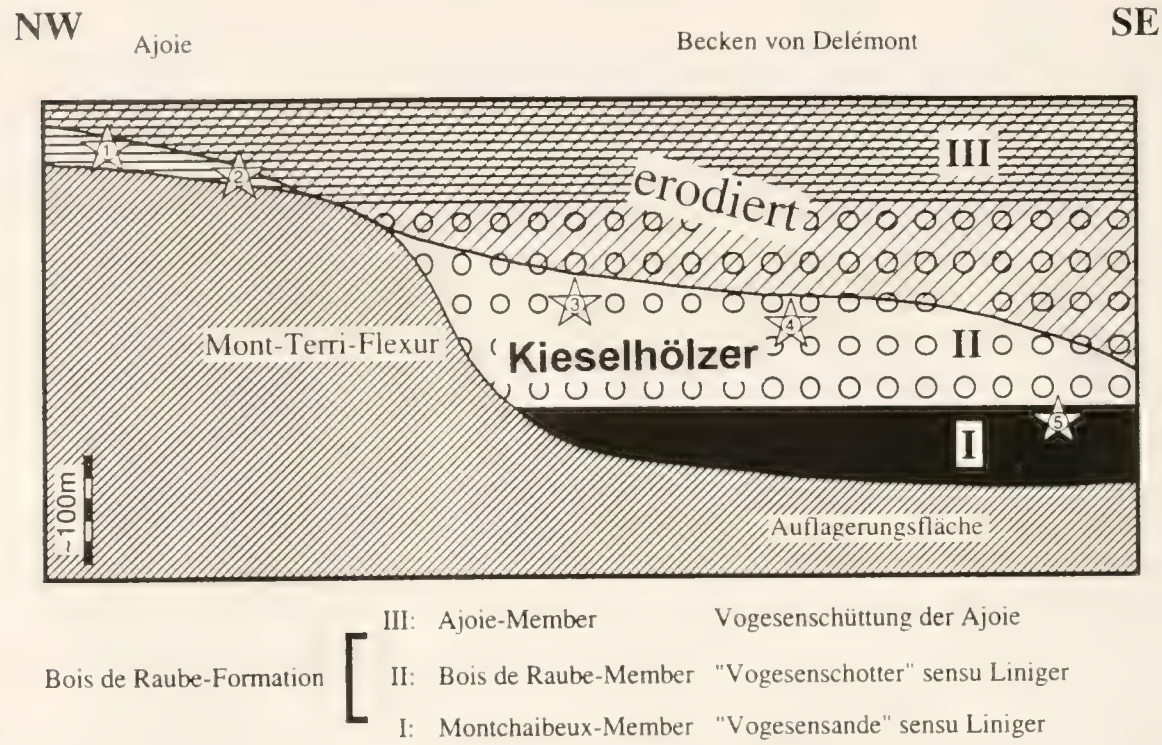


Abb. 2: Schematisiertes Profil durch die Bois de Raube-Formation vor der Jura-Faltung. Einzelfunde verkieselter Holzreste in III (Ajoie), zahlreiche Fossilfunde (714 Hölzer) in II (Delsberger Becken). Die Sterne (1-5) sind Säugerfundstellen.- Verändert nach KÄLIN (1997).

Vogesenschüttung mit Kieselhölzern
Abb. 1-4

KÄLIN hat im Rahmen einer Dissertation (1993) eine lithologische Neugliederung der Bois de Raube-Formation („Vogesensande und -schotter") durchgeführt. Umfangreiche Schwermineralanalysen und Geröllauszählungen geben Auskunft über die Art des Begleitmaterials der gleichzeitig antransportierten Kieselhölzer. Gerölle, durchmischt mit Kieselhölzern, gelangten vor der Auffaltung des Faltenjuras in das Delsberger Becken. Die mittelmiozäne Schüttung stammt aus den 30 bis 40 km entfernten Südvogesen und enthält paläo-und mesozoische, sowie tertiäre Holzreste. Die Bois de Raube-Formation des Delsberger Beckens gehört zum mittelmiozänen Anteil der Vogesenschüttung (Abb. 2, Signatur II).

Mesozoische Hölzer

Die meso- und paläozoischen Hölzer zeigen äußerlich größte Ähnlichkeit mit den begleitenden Geröllen (Abb 3).Vielfach ermöglichen erst Lupe oder Anschliffe eine Unterscheidung zwischen Geröll und Kieselholz. Ob ein meso- oder paläozoisches Kieselholz vorliegt, ist beim Aufsammeln nicht feststellbar. Erforderlich für eine altersmäßige Unterscheidung sind je Fundstück mindestens 3 Dünnschliffe. Erst dann führt eine kritische Beurteilung der mikroskopisch erhalten gebliebenen Holzstruktur eventuell zu einem gesicherten Ergebnis.Viele der mit Geröllen äußerlich leicht verwechselbaren Hölzer sind tiefschwarz, extrem hart, gerundet und geglättet (Abb. 3). Der fluviatile Transport führte bei vielen Geröllen und Kieselhölzern zu deutlichen Schlagfiguren. Begleitende Leitgerölle der Kieselhölzer sind nach R. BUXTORF

Abb. 3: Geröllähnliches, mesozoisches Kieselholz. - Aufnahme Dr. R. BUXTORF, Basel.

(1980) violette Vogesen-Quarzite, rotbraune Silexbrocken, Porphyre, Diorite, Malmgerölle und Grauwacken. Als Herkunft der paläozoischen Hölzer vermutete R. BUXTORF einen fluviatilen Schottertransport aus dem Autunium von Faymont (Unteres Rotliegendes) oder aus anderen Regionen der südlichen Vogesen. Die geröllähnlichen, extrem harten, vortertiären Hölzer bereiteten beim Schneiden zur Anfertigung der Dünnschliffe erhebliche Schwierigkeiten. Nach KÄLIN (1997) führen die Schotter der Bois de Raube-Formation II (Abb. 2) sehr viel Zirkon und Turmalin sowie hohe Granat- und Epidot-Anteile.

Tab. 1: Geröllanteile nach KÄLIN (1997) und Fundorte mit Kieselhölzern im Delsberger Becken und der Ajoie.

Mittel- und spätmiozäne Bois de Raube-Formation (Delsberger Becken und Ajoie)				
Gerölle	**Fundorte**	**Hölzer**	**Schliffe**	**Holzstruktur,Taxa**
Tertiär Malm Dogger Muschelkalk Buntsandstein Quarzit Kristallin Hornsteine	Bassecourt Boecourt Courfaivre Delevier Grand Chenal Les Boulies Les Creux Les Lavoirs Tramont Bonfol/Ajoie Pleujouse/Ajoie	714	433 von 116 Hölzern	**Tertiäre Hölzer** (257 Schliffe) Gymnospermae; Lauraceae Leguminosae Fagaceae (*Quercus*) Ulmaceae (Bonfol/Ajoie) **Mesozoische Hölzer** *Paradoxoxylon leuthardtii* *Dadoxylon* sp. Protopinaceae **Paläozoische Hölzer** *Dadoxylon sepremtum*

Ein geröllähnliches Holz, Code BdR 16Bx, 10 x 7 x 5 cm, aus einem Acker oberhalb der Ortschaft Les Lavoirs, Alter vermutlich Keuper, entspricht in seiner Mikrostruktur dem Bautyp der ausgestorbenen, formenreichen Bennettitales (Mesophytikum: 30000-40000 Arten). Es wurde anhand von 11 Dünnschliffen (Abb. 4) anatomisch als *Paradoxoxylon leuthardtii* KRÄUSEL bestimmt (SELMEIER & GROSSER 1980). Bis heute gibt es, soweit bekannt, nur 3 Fossilreste (Fundorte) mit der phylogenetisch interessanten Holzstruktur von *Paradoxoxylon*. Es sind dies a) die Neuewelt bei Basel (KRÄUSEL & LESCHIK 1955), b) Les Lavoirs im Delsberger Becken, c) Thüringen in Deutschland (SÜSS 1992, SÜSS & STEINER 1992).

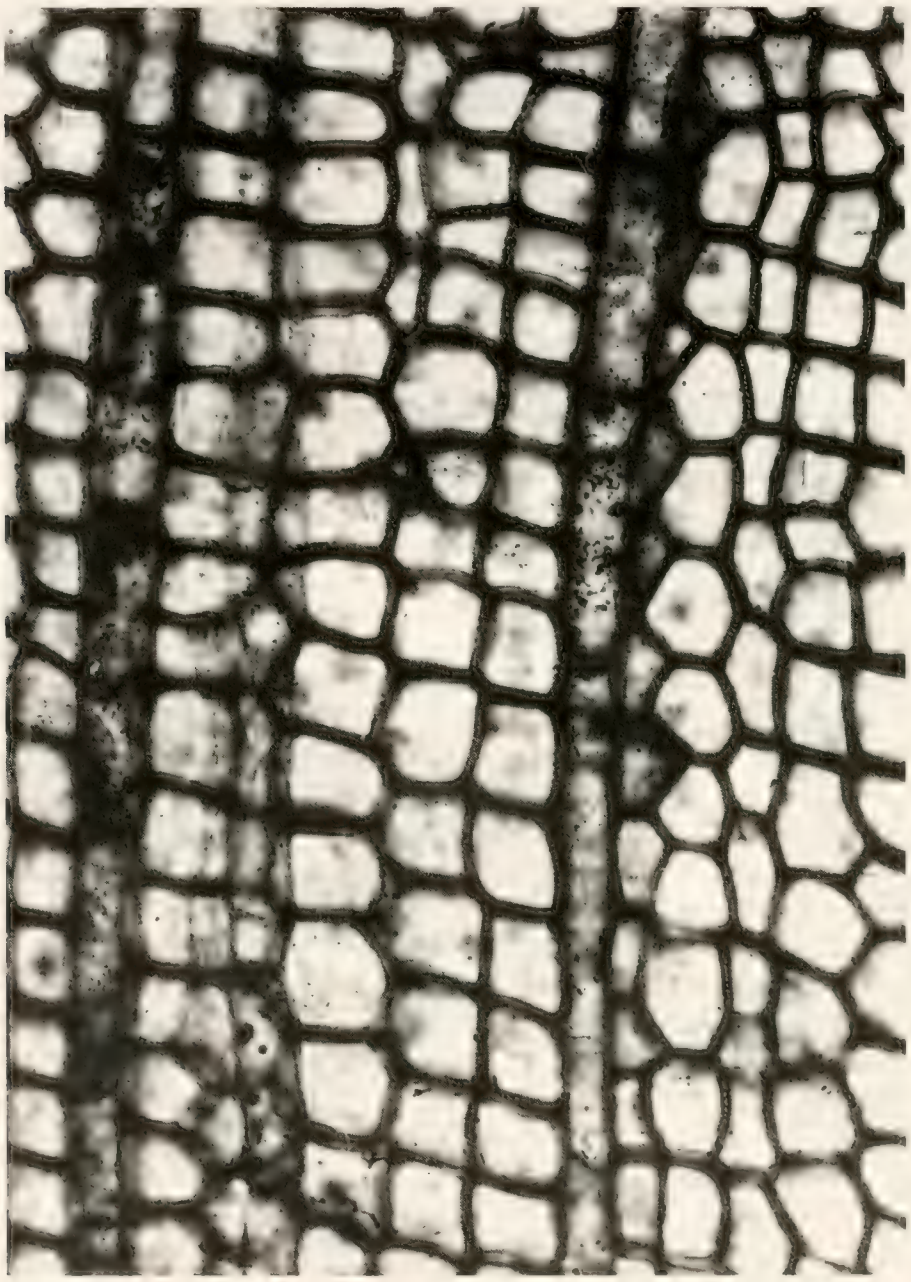


Abb. 4: Querschliff. *Paradoxoxylon leuthardtii* KRÄUSEL (1955)aus einem Acker oberhalb von des Ortes Les Lavoirs, Delsberger Becken.- x 240.

Tertiäre Hölzer

Sie sind bereits im Gelände als Holz gut erkennbar und haben gegenüber den Begleitgeröllen ein anderes Aussehen. Die Farbe dieser Kieselhölzer ist weißlich bis hellgelb, hellbraun oder grau bis schwarzbraun. Häufig sind sie stabförmig, plattig oder unregelmäßig geformt. Quarz-

kristalle überziehen die teils rauhen, zuckerkörnigen Oberflächen. Kleine Hölzer haben ein Gewicht von nur wenigen Gramm, größere Exemplare erreichen mehrere Kilogramm. So wiegen kleinste Fundstücke z.B. 17 g (44 x 21 x 15 mm), große Hölzer 3 bis 5 kg. Die mikroskopische Holzstruktur der Querschliffe ist vielfach nur ausreichend bis mäßig erhalten geblieben. Viele Längsschliffe sind für eine xylem-anatomische Beurteilung ungeeignet. Erkennbare Strukturtypen: Gymnospermae, Fagaceae, Lauraceae, Leguminosae, Juglandaceae sowie weitere anatomisch interessante Bautypen, darunter auch Palmen. Ein verkieseltes Ulmaceen-Holz wurde NW des Delsberger Beckens in einer Sandgrube bei Bonfol, Pais d'Ajoie (Elsgau), ca. 9 km NE von Porrentruy, gefunden (Selmeier 1982, 1989c).

2. Aufsammlungen in Österreich

Die Erforschung fossiler Hölzer Österreichs beginnt in der Mitte des 19. Jahrhunderts mit F. Unger und H. Goeppert. In der Folgezeit sind vor allem Elise Hofmann, ferner W. Wurzinger, F. Kümel, W. Berger, B. Kubart und W. Rössler zu nennen. Die anatomisch formenreichsten Holzfunde (61 Taxa; darunter Mangrove) stammen bisher aus den Phosphoritsanden von Prambachkirchen in Oberösterreich (Hofmann 1944, 1952). In der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts existiert eine zeitliche Lücke in der Bearbeitung fossiler Hölzer. Mit der Dissertation „Zur Histologie tertiärer Hölzer Österreichs" nimmt Cichocki (1988) in Wien die Forschungsaktivität wieder auf.

Cichocki (1988, 1992) und Reiter (1989) geben in ihren Publikationen mit 430 bzw. 327 Literaturzitaten einen ausführlichen und lesenswerten Überblick über die fossilen Holzfunde in Österreich. Dieser Abschnitt beschränkt sich daher nur auf wenige Hinweise.

Xylem-anatomische Bestimmungen fossiler Hölzer Österreichs erfolgten in neuerer Zeit vorwiegend durch Cichocki (1988) und Gros (1981, 1983, 1984): *Glyptostroboxylon tenerum*, *Pinuxylon tarnocziense*, *Taxodioxylon taxodii*, *Aceroxylon* sp., *Alnoxylon* sp., *Liquidambaroxylon speciosum*, *Metaacacioxylon* sp., *Palaeo-Robinioxylon zirkelii*, *Platanoxylon* sp., *Quercoxylon* sp. und *Quercoxylon furwaldense* (Abb. 5).

Fundorte und Aufsammlungen

Aus Schichten der österreichischen Molasse existieren umfangreiche Aufsammlungen fossiler, meist verkieselter Hölzer. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu können, werden nachfolgend die aus der Literatur ersichtlichen Fundstellen angeführt:

Absdorf, Altenmarkt, Althofen, Ampfelwang, Attersee, Auersthal, Bachmanning, Bad Schallerbach, Bad Zell, Bernhardsthal, Brandenberg, Braunau/Inn, Bruck/Efferding, Csadterberg, Drasenhofen, Ebersdorf, Edelbach, Efferding, Eggenburg, Eichkogel, Ernstbrunn, Fehring, Feldbach, Frankenmarkt, Freistadt, Fürwald, Gablitz, Gallspach, Gleichenberg, Gleisdorf, Graz, Grieskirchen, Grossau, Guttaring, Hamlitz, Häring, Hausruck, Hollabrunn, Horner Becken, Horn, Itter, Kaisersteinbruch, Kaletzberg, Kalsdorf/Ilz, Klosterneuburg, Kremsmünster, Lainitz/Gmünd, Lavanttal, Leoben, Linz/Landesmuseum, Mühlsteinbruch, Mühlviertel, Nestelbach, Nicolaiburg, Niederabsdorf, Niederwallsee, Obersteiermark, Ottnang, Parschlug, Pertlstein, Peuerbach, Pfaffing, Pira/Ernstbrunn, Plesching, Podersdorf, Prambachkirchen, Rabensburg, Redleiten, Retz, Ried, Röhrlkogel, Schärding, Schernham/Haag, Schönstein, Seegraben, St.Kathrein, St.Stephan/Graz, Stazendorf, Stift Lambach, Stoob, Strondorf, Thal/Graz, Thomasroith, Trimmelkam, Unterkärnten, Unterweinberg, Unterweissenbach, Voitsberg, Vöcklabruck, Waizenkirchen, Waldviertel, Wallern, Wallsee, Weingarten, Weinviertel, Weizenkirchen, Wien/Arsenal, Wien/Belvedere, Wien/Breitensee, Wien/Dornbach, Wien/Hütteldorf, Wien/Lainzer Tiergarten, Wien/Leopoldsberg, Wien/Residenz, Wien/Umgebung, Wildshuth, Wolfsegg, Wurmberg, Zillingsdorf, Zirknitzbach, Zistersdorf.

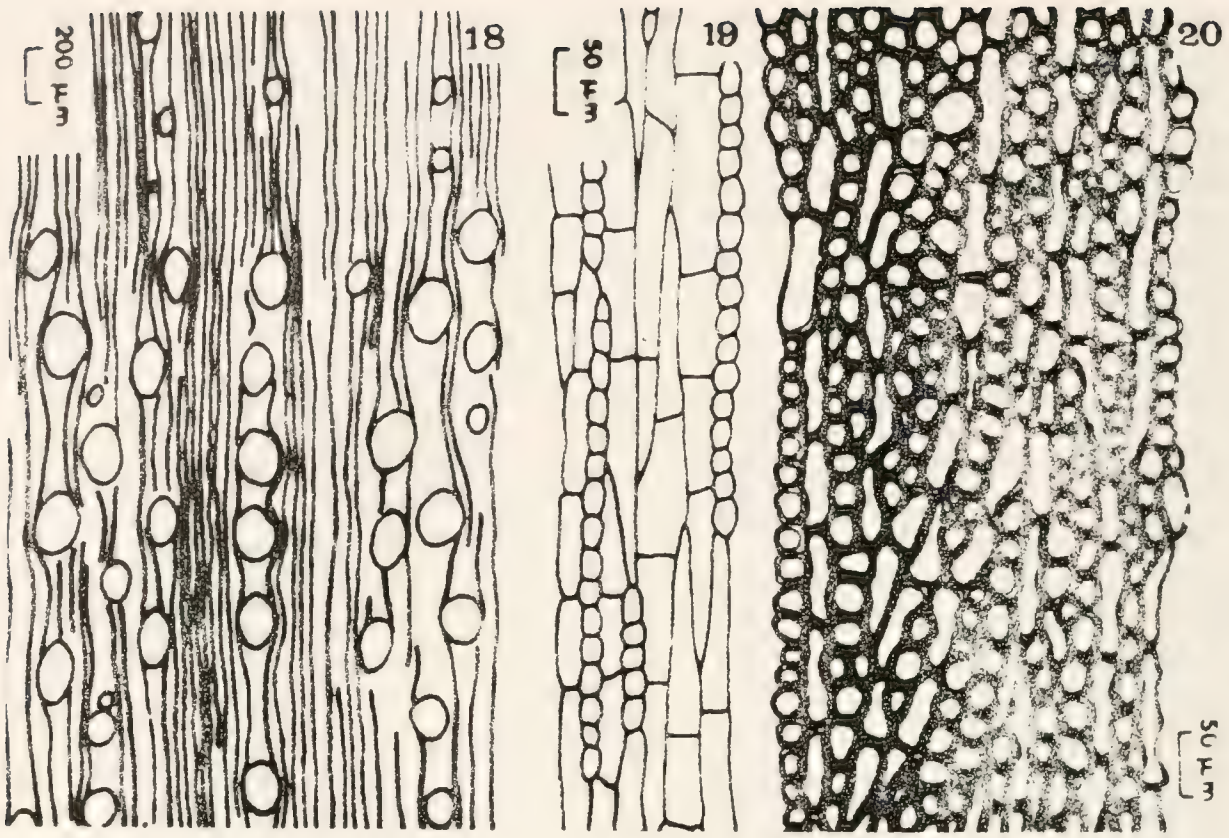


Abb. 5: *Quercoxylon furwaldense* Gros (1983), Alter Eggenburgien, gefunden bei Fürwald, Niederösterreich. Querschliff (links) und Längsschliffe mit einreihigen und mehrreihigen Holzstrahlen. Nach Gros (1983).

Umfangreiche Blattfunde lieferten vergleichende floristische Untersuchungen an miozänen Floren der alpinen Molasse Österreichs und angrenzender Gebiete (Kovar 1986, Kovar-Eder 1988). Den überaus zahlreichen Taxa der vielen tertiären Blattfundstellen Österreichs (Kovar-Eder 1990, 1995) stehen nur relativ wenige identifizierte Holzreste gegenüber.

Viele Kieselhölzer werden in öffentlich zugänglichen oder kirchlichen Sammlungen aufbewahrt (Beispiele): Museum Eggenburg, Landesmuseum Linz, Kremsmünster, Stift Lambach (Reiter & Schirl 1989). Private Aufsammlungen und Fundgebiete (u.a.): H. Haider (nach Reiter 1989: 34), W. Kaisereder und W. Messner (Braunau a. Inn), Dr. F. Pfeil und E. Reiter (Oberösterreich).

Die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (BSP) besitzt etwa 50 Kieselhölzer aus österreichischen Fundstellen. Einige der Hölzer sind auffallend geglättet und nur 1 bis 2 cm groß. Fundorte (u.a.): Altenmarkt (*Platanus* sp.), Bad Schallerbach, Bad Zell (*Castanea* sp.), Bruck, Efferding, Gallspach (? *Ilex*), Pfaffing (*Platanus* sp.), Trimmelkam (*Taxodioxylon* sp.), Waizenkirchen und Weingarten. Das Platanenholz aus Pfaffing bei Munderfing ist von ansehnlicher Größe und soll zur Zeit Karl des Großen als Grenzstein gedient haben (freundl. Mitt. Herr Johann Werndl, Pfaffing). Die Platanenhölzer aus Altenmarkt und Pfaffing wurden xylem-anatomisch ausführlich beschrieben (Selmeier 1996).

Aufgesammelte Kieselhölzer aus tertiären Sedimenten Österreichs und der Schweiz.

Fundgebiet	Fundorte	Hölzer	Dünnschliffe	Anzahl der Taxa
Österreich	122	>1000	?	76
Schweiz	14	720	440	15

3. Aufsammlungen in Süddeutschland

Abb. 6

Die vermutlich ältesten Hinweise auf versteinerte Hölzer in Bayern stammen von M. Flurl (1792) und P. P. Schärl (1794). Hundert Jahre später nennt Gümbel (1889) unter der Überschrift „Organische Einschlüsse im Tertiär" mehrere damals bekannte Fundstellen, u.a. Hollenbach im Donaumoos südlich Neuburg a.d. Donau sowie Aichach und Pfaffenhofen a. d. Ilm. Heute, nach 110 Jahren paläobotanischer Forschung, sind im süddeutschen Anteil des Molassebeckens insgesamt 355 Fundorte bekannt (West-Molasse 85, Ost-Molasse 270). Die geographische Lage der ergiebigsten Fundgebiete innerhalb Bayerns ist aus Abb.6 ersichtlich. Die größeren jungtertiären Aufsammlungen werden in den Abschnitten (3.1) bis (3.8) angeführt..

Literaturhinweise

Schärl 1794, Felix 1882, Gümbel 1889, Schuster 1906, 1909, Schneid 1916, Reuter 1927, Birzer 1939, Schnetzer 1939, Andres 1951, Schnitzer 1956, Jung & Gall 1978, van der Burgh 1983, van der Burgh & Gregor 1983, Gottwald 1997.

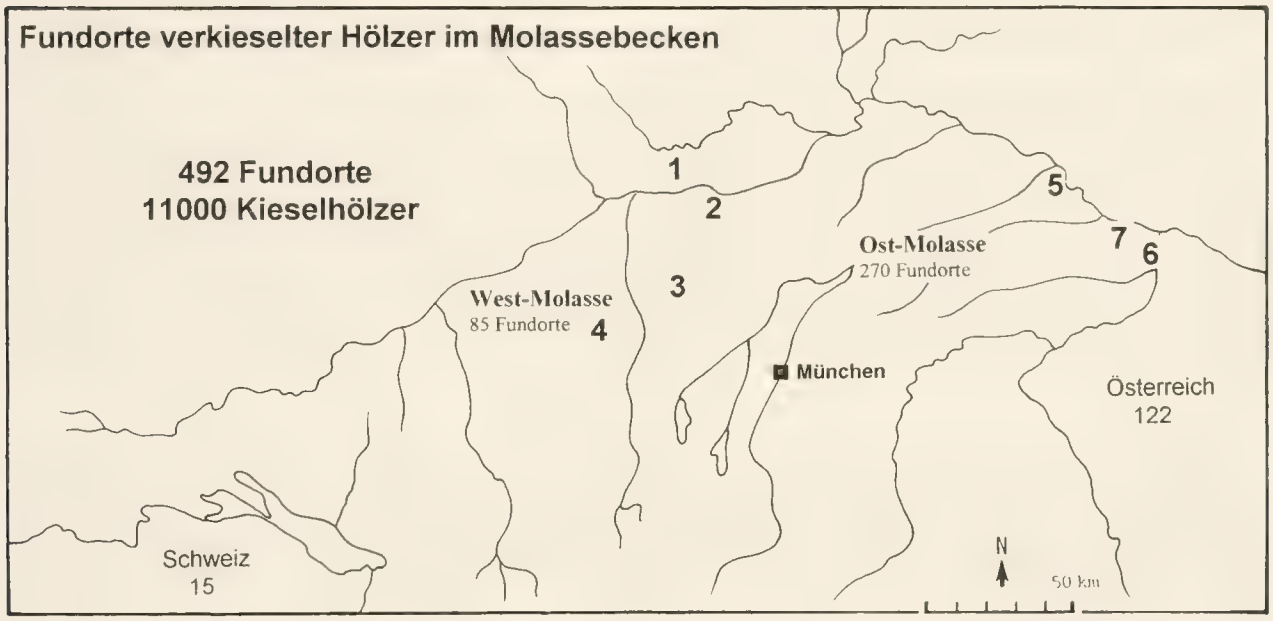


Abb. 6: Geographische Lage der Fundgebiete (1-6) mit teils Tausenden verkieselter Holzreste (Lesesteine). Die etwa 300 Kieselhölzer der Fundstelle (7) stammen vorwiegend vom gewerblichen Abbau des Ortenburger Schotters im Aufschluß Rauscheröd.

1 - Südliche Frankenalb
2 - Neuburg a. d. Donau
3 - Schrobenhausen-Aichach
4 - West-Molasse
5 - Deggendorf
6 - Neuburger Wald
7 - Ortenburger Schotter

3.1 Südliche Frankenalb

Sammlung L. Fruth

Fundorte

Attenfeld, Bergheim, Hofstetten, Joshofen, Möckenlohe, Nassenfels, Neuburg a.d.Donau, Ochsenfeld, Prielhof, Ried, Ziegelau.

Bemerkungen

Herr Ludwig Fruth, als Vermessungsingenieur bei der Flurbereinigung in Neuburg a.d. Donau tätig, sammelte über Jahrzehnte bei Geländebegehungen systematisch wertvollste

Fossilien. Die einmalige Sammlung L. FRUTH besteht neben Kieselhölzern aus über 350 meisterhaft präparierten Zoofossilien. Eine fachliche Würdigung erfuhren diese Fossilien durch P. WELLNHOFER (1993). Der Förderverein "Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie e.V.", ermöglichte durch großzügige Bereitstellung von Geldmitteln den Ankauf dieser Sammlung (HÖFLING 1992).

Sammlung P. HOLLEIS

F u n d o r t e

Attenfeld., Bergheim, Egweil, Igstätter Hof, Ried, Ziegelau und weitere Fundstellen.

B e m e r k u n g e n :

Über Aufsammlung und Fundstellen berichten HOLLEIS & GREGOR (1986) sowie HOLLEIS (1992). Fast alle der über 4000 Einzelstücke stammen von Fundorten nördlich der Donau. Die flächige Ausdehung der einzelnen Fundgebiete erreicht nach P. HOLLEIS in der Regel meist nur 50 x 100 m. Fundstücke und Dünnschliffe werden beim Eigentümer, teils im Schloß Neuburg a.d. Donau sowie im Naturmuseum Augsburg aufbewahrt. Mehrere Hölzer konnten aufgrund ausreichender Erhaltung identifiziert werden. Beispiele: Farn *Tempskya* (GREGOR & HOLLEIS 1986), Dipterocarpaceae (*Shorea*), Fagaceae (*Castanopsis*, *Quercus*), Juglandaceae (*Carya*, *Juglans*), Lauraceae (*Laurus*), Rosaceae (*Crataegus*, *Prunus*) Sapotaceae (*Bumelia*).

Kleinere Aufsammlungen

Auf Feldern und an Wegrändern der tertiären Albüberdeckung wurden häufig Kieselhölzer entdeckt. An kleineren Aufsammlungen waren (u.a.) beteiligt: R. DEHM, V. FAHLBUSCH, K. HEISSIG, B. u. W. JUNG, H. MAYR, E. SCHMIEJA, A. SELMEIER. Aufbewahrung dieser Funde: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Naturwissenschaftliche Sammlungen der Philosophisch-theologischen Hochschule Eichstätt und Jura-Museum Eichstätt (MAYR 1964; SENNINGER & VIOHL 1984).

Prielhof

Hunderte von Lesesteinen stammen vom sog. Feldscheuneacker westlich des Gehöftes Prielhof, südliche Frankenalb. Abgesehen von den in der Tab. 2 nicht angeführten Einzeltaxa, dominieren unter den Fundstücken vorwiegend Gehölze der Lauraceen und Leguminosen.

Tab. 2: Die häufigsten Taxa unter den im „Feldscheune Acker" westlich des Gehöftes Prielhof, Top. Kt. 7133, gesammelten, strukturbietenden Kieselhölzern (Südliche Frankenalb).

Rezente Vergleichstaxa	**Anzahl der Hölzer**	**Anzahl der Schliffe**
Gymnospermae	16	**486**
Lauraceae	86	
Leguminosae, (Leg.)	74	
Robinia, (Leg.)	20	
Albizzia, (Leg.)	7	
Platanus	12	
	215	

3.2 Region Neuburg a.d.Donau

Sammlung L. Lang

Fundorte

Ambach, Ballersdorf, Bittenbrunn, Burgheim, Dinkelshausen, Ehekirchen, Hollenbach, Joshofen, Nassenfels, Neustetten, Ried, Rohrenfels, Sinning, Staudheim, Straß, Unterhausen.

Bemerkungen

In zahlreichen Begehungen hat Herr L. Lang systematisch auf Feldern, an Wegrändern und Aufschlüssen nach Kieselhölzern gesucht. Die aufgesammelten 2100 Einzelstücke wurden zur Vorbereitung für eine anatomische Bearbeitung bereits quer geschnitten (B. Beaury). Der Förderverein „Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie e.V.", ermöglichte durch großzügige Bereitstellung von Geldmitteln den Ankauf der Sammlung L. Lang

Sammlung A. Lehmeier

Fundorte

Stengelheim und Donaumoos

Bemerkungen

Als Sachverständiger für landwirtschaftlichen Anbau beruflich häufig im Gelände, sammelte Herr A. Lehmeier auf Feldern im Donaumoos etwa 700 Kieselhölzer. Das Fundmaterial wird privat aufbewahrt. Stengelheim liegt nur wenige km südöstlich von Wagenhofen, jenem Fundort verkieselter „Holzsteine", der bereits vor 200 Jahren von Pater Placidus Schärl (1794) als Fundstelle von Holzfossilien genannt wurde: „Auch dießseits der Donau habe ich südwestwärts von Neuburg auf den wagenhofischen Feldern, und unter der Altenburg einige schwärzlichte Holzsteine gefunden, jedoch nicht in jener Menge, wie um Unterstall [im Eichstättischen (südliche Frankenalb)]".

Erste Holzbestimmung, 1882

Es war J. Felix (1882) aus Leipzig, der erstmals Dünnschliffe eines Kieselholzes aus tertiären Schichten Bayerns anatomisch beschrieb (*Sapotoxylon* sp.). Das auf den "wagenhofischen Feldern" im Donaumoos gefundene Holz haben Müller-Stoll & Mädel-Angeliewa (1983) anatomisch nachuntersucht. Es ist eine Juglandaceae (Walnußgewächs). Das Holz wurde als *Eucaryoxylon guembelii* neu bestimmt (Tab. 6).

3.3 Region Schrobenhausen-Aichach

Sammlung H. Jaksch

Fundorte

Oberbachern, Radersdorf, Rettenbach, Schönau, Unterbernbach.

Bemerkungen

Die etwa 300 Einzelstücke werden privat aufbewahrt. Bei Sammlern oben genannter Orte sollen ebenfalls in größerer Anzahl Hölzer deponiert sein. Zusätzlich berichten Privatsammler aus Schrobenhausen bzw. Aichach über Fundorte von Kieselhölzern (z. B.): Hagenauer Forst bei Schrobenhausen, ferner Affing, Derching, Eisingersdorf, Inchenhofen und Kühbach in der Umgebung Aichach. Der Erstfund eines Palmenholzes (Tab. 7) im süddeutschen Molassebecken stammt vom Hagenauer Forst (Mägdefrau 1956).

3.4 West-Molasse

Sammlung L. Scheuenpflug

Fundorte

Gundelsdorf, Hainhofen, Handzell, Jettingen, Rechbergreuthen, Thierhaupten, Unterbaar, Wagesenberg, Wollbach, Wörleschwang, Zusmarshausen.

Bemerkungen

Die Hölzer liegen meist in mehrfach umgelagerten und aufgearbeiteten periglazial-fluviatilen Schottern (Scheuenpflug 1973). Von Einzelfunden westlich des Lechs abgesehen, sind die Hölzer von Fundorten der „West-Molasse" in Bezug auf ihre Mikrostruktur relativ schlecht erhalten geblieben. Gegenüber 270 Fundorten im Gebiet der Ost-Molasse, sind es bisher in der West-Molasse (Schwaben) nur etwa 85 Kieselholz-Fundstellen (Abb. 6).

3.5 Region Deggendorf a.d. Donau

Sammlung H. Haberda

Fundorte

Dirnberg, Fehmbach, Gries-Süd/Nord, Natternberg, Ponau, Seebach, Stauffendorf, Uttenkofen, Winzer, Donauschlaufe und weitere Aufsammlungen im Gebiet zwischen Isar und Inn.

Bemerkungen

Viele Fossilfunde, äußerlich als Holz meist schwer erkennbar, liegen in den quartären Kies- und Geröllablagerungen der Donau. Fundorte, Größe, Form und Färbung der Hölzer sind protokolliert. Die Sammlung H. Haberda ist das Ergebnis einer jahrelangen, systematischen Geländebegehung. Die Hölzer sind 4-40 cm lang und erreichen einen Umfang bis zu 40 cm. Das größte Kieselholz wiegt 21 kg. Über weitere Einzelheiten der Aufsammlung berichtet Haberda (1982). Das Fossilmaterial wird privat aufbewahrt. Von besonderem Interesse sind versteinerte Holzreste eines kreidezeitlichen Baumfarnes der ausgestorbenen Gattung *Tempskya* Corda (Jung 1983). Zahlreiche Kieselhölzer aus Kiesgruben der Umgebung Deggendorf hat in jüngster Zeit Herr H. Sturm entdeckt. Außer der Region Deggendorf sind zwischen Bad Abbach und Passau entlang der Donau weitere Kieselholz-Fundstellen bekannt (Selmeier 1994, 1997).

3.6 Neuburger Wald bei Passau

Sammlung F. Pfeil

Fundorte

Bacheinschnitte kleiner Flußläufe im Neuburger Wald (Hammerbach, Steinbach).

Bemerkungen

Es sind etwa 70 Lesesteine in dem von mehreren Bächen zertalten Gebiet. Das kristalline Grundgebirge wird weithin vom Tertiär überdeckt, eingestuft als Oberes Miozän bis Pliozän (Bauberger & Unger et. al. 1984). Bestimmungen: 45 *Castanea* -Hölzer (Edelkastanien) und ein *Populus*- Holz. Dieses Pappelholz ist nach einem Erstfund in Ungarn erst der zweite Nachweis dieser Gattung unter Kieselhölzern in Europa. Die Sammlung F. Pfeil lieferte die bisher weltweit größte Anzahl an versteinerten Hölzern der Gattung *Castanea* (Selmeier 1991).

3.7 Ortenburger Schotter
Abb. 7-10

Sammlung R. Baumgartner

Fundorte

Rauscheröd und benachbarte Aufschlüsse.

Bemerkungen

Neben mehreren tausend Zoofossilien hat Herr R. Baumgartner etwa 260 Kieselhölzer aus den im Abbau befindlichen Kies- und Sandgruben zwischen Vilshofen und Passau gesammelt. Die bekannte Fossilfundstelle Rauscheröd bei Passau lieferte wissenschaftlich besonders wertvolle Holzreste, u.a. Gehölze nachweislich tropischer Klimate. Die bedeutende Sammlung R. Baumgartner, wurde von Pfeil & Werner (1991) vorgestellt und fachlich gewürdigt.

Weitere Personen haben, soweit ermittelbar, in Rauscheröd Kieselhölzer entdeckt bzw. gesammelt: *Baumgart, *Götzler, Gregor, Haberda, *Holleis, Jung, *Jursik, *Kunkel, Nees, Pfeil, *Rank, *Riermeier, Simneth, Unger. Namen mit *) betreffen die Aufsammlung von 41 Kieselhölzern, deren Dünnschliffe und Schliffklötze im Naturmuseum Augsburg aufbewahrt sind. Hierzu bemerkt Gottwald (1997): Alle 41 Fundstücke sind in privatem Besitz und nur bedingt zugänglich (Name Baumgart (?) anstelle Baumgartner; S. 10-38).

Der Ortenburger Schotter lieferte im Aufschluß Rauscheröd seit Jahren außer wertvollen Zoofossilien bisher über 300 Hölzer, darunter große Stammreste. Im Vergleich zu anderen Fundgebieten fällt auf, daß die mikroskopische Feinstruktur in vielen Hölzern des Ortenburger Schotters meist hervorragend erhalten geblieben ist. Weltweit wurden bisher an keiner einzigen Tertiärfundstelle so viele Holzreste (Einzelstücke) von eindeutig tropischer Klimazugehörigkeit entdeckt (Tab. 3). Mehr als 75 % der bisher bearbeiteten Funde sind rezent ausschließlich tropisch verbreitete Gattungen. Phylogenetisch von größtem Interesse sind Kieselhölzer aus Rauscheröd mit anatomischen Merkmalen, die selbst bei rezenten Hölzern nur äußerst selten sind. Entdeckt wurden ziegelsteinförmige Holzstrahl-Zellen an Hölzern des Ortenburger Schotters erstmals bei *Grewioxylon*, Familie Tiliaceae (Selmeier 1985). Fundorte von verkieselten Tertiärhölzern dieser anatomischen Besonderheit verteilen sich bisher eigenartig isoliert auf Japan, Indien,Vietnam, Oregon (USA) und Rauscheröd. Ein fossiler Erstbefund unter Tertiärhölzern sind disjunkte Holzstrahl-Zellwände, entdeckt bei einer tropisch verbreiteten Euphorbiacee aus Rauscheröd (Selmeier 1998). Neben den neuerdings nachweisbaren Gymnospermen der Familie Taxodiaceae (Abb. 7), vermitteln die Abb. 8-10 einen holzanatomisch überzeugenden Beleg von der tropisch geprägten Zellstruktur dieser exotischen Laubholzgattungen (*Cinnamomoxylon*, *Carapoxylon*, *Grewioxylon*).

Der Aufschluß Rauscheröd hat in jüngerer Zeit als Fundstelle von Kleinsäugern (Ziegler & Falbusch 1986) wertvolle Datierungen geliefert. Nach Heissig (1997, Tab. S. 9) gilt für die ostbayerische Fundstelle Rauscheröd: MN-Zone 4b, OSM-Einheit A, sedimentärer Zyklus OSM 0.

Zahlreiche Fundstellen von Kieselhölzern innerhalb der Ost-Molasse Niederbayerns (Abb. 6) existieren außerhalb des Ortenburger Schotters, vorwiegend im Hügelland zwischen den Flüssen Isar, Donau, Rott und Inn (Grimm 1977, Unger 1984). Fortlaufend werden neue Holzfundorte im süddeutschen Anteil des Molassebeckens in einem Katalog erfaßt (Selmeier 1998).

Literaturhinweise

Gottwald 1997, Gregor 1982, Hagn, Heissig & Schleich 1990, Heissig 1997, Selmeier 1983, 1985, 1986, 1989a, 1998a, Unger 1989, 1995.

Tab. 3: Anzahl aufgesammelter Kieselhölzer im „Ortenburger Schotters" mit strukturbietenden Dünnschliffen. Über 95 % der Hölzer wurden beim gewerblichen Abbau im Kies- und Sandwerk Rauscheröd gefunden.- Die Taxa der Familien mit *) gehören zu rezent rein tropisch verbreiteten Gattungen. Kieselholzsammlung R. BAUMGARTNER (BSP 1990) und kleinere Kollektionen.

Familie,	Fossile Taxa	Anzahl der Hölzer	
		Gottwald 1997	Selmeier, BSP
Gymnospermae	*Taxodioxylon* sp.		14
Bombacaceae*	*Bombacoxylon oweni*	3	2
Ebenaceae*	*Eudiospyroxylon* cf. *multiradiatum*	1	
Ebenaceae*	*Euebenoxylon polycristallum*	1	
Ericaceae	*Ericaceoxylon macroporosum*	1	
Euphorbiaceae*	*Euphorbioxylon ortenburgense*		1
Fagaceae	*Castanoxylon* div.	6	
Fagaceae	*Quercoxylon* sp.		2
Flacourtiaceae*	*Homalioxylon europeum* et sp.	3	
Lauraceae	*Laurinoxylon* div.	4	1
Lauraceae	*Cinnamomoxylon* div.	4	9
Meliaceae*	*Carapoxylon xylocarpoides*	1	
Meliaceae*	*Carapoxylon ortenburgense*	6	11
Meliaceae*	*Carapoxylon* div.	2	54
Meliaceae*	*Cedreloxylon cristalliferum*	1	
Myricaceae	*Myricoxylon zonatum*	3	
Myricaceae	*Myricoxylon* sp.		15
Tiliaceae*	*Grewioxylon autumnalis*	5	
Tiliaceae*	*Grewioxylon neumaieri*	2	1
Tiliaceae*	*Grewioxylon ortenburgense*		6
Tiliaceae*	*Grewioxylon* div.		11
Palmae	*Palmoxylon* sp.		9
		43	**127**

3.8 Aufsammlungen im Überblick

Abb. 6, Tab. 4

Die meisten Kieselhölzer aus der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands (OSM) sind Lesesteine. Der Fundort der Holzreste und der ursprüngliche Standort der Gehölze sind somit nicht identisch. In der Mehrzahl wurden die Holzreste fluviatil transportiert und umgelagert (Fossile Treibholzlagen; JUNG & GALL 1978).Verkieselte Holzreste sind daher für eine gesicherte biostratigraphische Einstufung nicht oder nur bedingt geeignet. Versuche der biostratigraphischen Einstufung der überaus reichhaltigen fossilen Blatt- und Holzfundstellen aus der OSM in die entsprechenden Säuger-Einheiten (MN 4 - 9) bzw. Lithozonen liegen vor (JUNG & MAYR 1980; UNGER 1989). Die von DEHM (1951) erstmals vorgenommene Gliederung der Oberen Süßwassermolasse (Faunenänderung bei Großsäugern) konnte im Bereich der Älteren und Mittleren Serie seitdem erheblich verfeinert werden. Nach HEISSIG (1997) eignen sich zur Korrelation zwischen entfernteren Gebieten des Molassebeckens die biostratigrapischen Einheiten, zur Klärung der Abfolge im kleinräumigeren Bereich die sedimentären Zyklen.

Tab. 4: Größere Aufsammlungen verkieselter Holzreste im bayerischen Anteil des Molassebeckens alphabetisch geordnet nach den Namen der Sammler. - Weitere Informationen im Text der Abschnitte 3.1 bis 3.7. *) Aufsammlungen teils durch W. JUNG und H.-J. GREGOR

Sammlung	Aufbewahrung	Zahl der Hölzer	Fundgebiet	Geograph. Lage Abb. 6 (1-7)
R. BAUMGARTNER	BSP	260	Ortenburger Schotter	7
L. FRUTH	BSP, privat	200	Südliche Frankenalb	1
7 Personen	Augsburg	80 ?	Ortenburger Schotter	7
H. HABERDA	privat	1100	Deggendorf	5
P. HOLLEIS	Neuburg, privat	4000	Südliche Frankenalb	1
H. JAKSCH	privat	100	Schrobenhausen, Aichach	3
W. JUNG	BSP	90	Südliche Frankenalb	1
L. LANG	BSP	2100	Neuburg a.d. Donau	2
A. LEHMEIER	privat	700	Donaumoos	2
F. PFEIL	BSP, privat	100	Neuburger Wald	6
L. SCHEUENPFLUG	BSP	30	West-Molasse	4
A. SELMEIER	BSP	700	Südliche Frankenalb	1
		ca. 9500	**Molasseanteil Bayerns**	

Tab. 5: Die häufigsten Taxa unter den strukturbietenden Kieselhölzern aus dem bayerischen Anteil des Molassebeckens ohne die Hölzer aus dem „Ortenburger Schotter".

Vergleichstaxa	Anzahl der Hölzer	Anzahl der Fundorte
Gymnospermae	63	27
Lauraceae	135	21
Robinia, (Leg.)	83	29
Leguminosae (Leg.)	81	19
Castanea	46	2
Quercus	36	19
Platanus	35	17
Castanopsis	30	10
Albizzia, (Leg.)	24	2
Palmoxylon	18	10
	551	**156**

Abb. 7: Querschliffe. *Taxodioxylon* sp., Fundort Rauscheröd, Holz stark deformiert, mit Zuwachszonen; x 55

4. Identifizierte Holzfunde

Tab. 5-7

4.1 Farnbäume, Nadel- und Laubhölzer

Der prozentuale Anteil der Lauraceen und Leguminosen (Tab. 5) unter den bisher vorliegenden Dünnschliffen des Molassebeckens (ohne Ortenburger Schotter) ist ähnlich auffallend groß, wie bei den Hölzern des kleinflächigen „Feldscheune-Ackers"(Tab. 2). Eine gesicherte Bestimmung bis zur Gattung ist bei den unter „Leguminosae" angeführten Hölzern infolge unvollständig erkennbarer Gewebestrukturen ohne zusätzliches Schliffmaterial derzeit unsicher beurteilbar. Abgesehen von den vielen Lorbeerhölzern ist eine "Leguminosen-Dominanz" bei den Fundstücken höchst auffällig. Unter den Kieselhölzern Nordafrikas (Libyen) gehören die Leguminosen ebenfalls zu den prägenden Taxa der identifizierten, tertiären Holzreste bzw. der postulierten Gehölzflora (Brodt, Gottwald & Gregor 1993).

Abb. 8: Querschliffe (oben). *Cinnamomoxylon* sp., Fundort Rauscheröd, Lauraceae mit dunklen Holzstrahlen, paratrachealem Parenchym und stark verthyllten Gefäßen; links x 8, rechts x 40. Tangentialschliff (unten). Verquirlte Holzstruktur mit Astansatz (Pfeil). x 6

4.2 Palmenhölzer

Tab. 7

Im Gegensatz zu den Nadel- und Laubhölzern sind die Palmen ohne sekundäres Dickenwachstum. Es existiert somit kein Kambium, das in jahreszeitlichem Rhythmus nach innen "Holz" erzeugt. Der Name "Palmenholz" ist anatomisch falsch, jedoch allgemein üblich. Als

Tab. 6: Anatomisch identifzierte Kieselhölzer des süddeutschen Molassebeckens und seiner Randgebiete. Liste ohne Palmenhölzer (Tab. 7) und ohne GOTTWALD 1997 (Ortenburger Schotter). Die mit jeweils nur einem einzigen Fundstück nachweisbaren Gattungen sind mit einem *) gekennzeichnet. Taxa ohne zitierte „Literatur" stammen aus Arbeiten des Verfassers.

Taxa	Lokalität	Literatur
Tempskyaceae		
Tempskya CORDA	Attenfeld,	GREGOR & HOLLEIS 1986
Tempskya div.	Deggendorf,	det. W. JUNG
Tempskya div.	Neuherberg	JUNG 1983
Gymnospermae		
Cupressaceae (Gym)		
Cupressinoxylon sp.*	Narring	
Pinaceae (Gym)		
Pinuxylon sp.*	Falkenberg	
Podocarpaceae (Gym)		
*Dacrydioxylon macroporosum**	Eichendorf	
Taxodiaceae (Gym)		
Taxodioxylon gypsaceum		
Taxodioxylon sp.	Rettenberg	
Anacardiaceae		
Anacardioxylon *steinbachense**	Gaisach	
Bombacaceae		
Bombacoxylon oweni	Rauscheröd	
Dipterocarpaceae		
*Shoreoxylon holleisii**	Attenfeld	
Ebenaceae		
? *Ebenoxylon bavaricum*	Prielhof	
Euphorbiaceae		
*Euphorbioxylon ortenburgense**	Rauscheröd	
Fagaceae		
Castaneoxylon bavaricum	Weidersberg	
Castaneoxylon zonatum		
Quercoxylon bavaricum	Aidenbach	
Quercoxylon div.		
Lithocarpoxylon sp.	Bad Abbach	
Juglandaceae		
Eucaryoxylon guembelii	Wagenhofen	MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1982
Eucaryoxylon crystalliphorum	Bergheim	
*Caryojuglandoxylon schenkii**	Attenfeld	
Lauraceae		
Laurinoxylon seemannianum		
Laurinoxylon sp.		
Cinnamomoxylon div.		
Leguminosae		
Ingoxylon bavaricum		
Dichrostachyoxylon cf.*zirkelii*	Narnham	
? *Caesalpinioxylon* sp.		
Palaeo-Robinioxylon zirkeli		
Meliaceae		
Carapoxylon ortenburgense		

Fortsetzung Tabelle 6

Taxa	Lokalität	Literatur
Carapoxylon sp.		
*Cedreloxylon crystalliferum**	Seibersdorf	
Moraceae		
*Moroxylon**	Au	
Platanaceae		
Platanoxylon sarmaticum	Unterbachham	
Platanoxylon sp.		
Rosaceae		
*Crataegoxylon cristalliferum**	Egweil	
Pruninium sp.*	Egweil	
Rutaceae		
*Fagaroxylon bavaricum**	Untertürken	
Salicaceae		
*Populoxylon priscum**	Neuburger Wald	
Sapotaceae		
*Bumelioxylon holleisii**	Attenfeld	
Tiliaceae		
Grewioxylon ortenburgense		
Grewioxylon neumaieri		
Grewioxylon sp.		
Ulmaceae		
*Celtixylon cristalliferum**	Attenfeld	

Klimazeugen, teils kontrovers diskutiert, sind verkieselte Palmenfunde in tertiären Schichten von signifikanter Bedeutung. Vielfach ist die Entdeckung von versteinerten Palmenhölzern bei Sammlern mit der Aura des Geheimnisvollen umgeben und daher oft nur ortskundigen Personen bekannt. Die Tab. 7 erhebt somit keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Literaturhinweise

Erb 1923, Gottwald 1997, Gregor 1980, Gregor & Haberda 1993, Gregor & Lutz 1984, Jung 1979, 1981,1989; Kirchheimer 1980, Mägdefrau 1956, Spitzlberger 1998, Zimmermann 1962.

5. Dank

Besonderer Dank gilt Hunderten von Privatsammlern aus dem nordalpinen Molassegebiet sowie Mitarbeitern der Geowissenschaftlichen Institute der Universität München. Nur durch deren Hinweise und Informationen über Fundstellen von Kieselhölzern, unterstützt durch die paläobotanische Arbeitsgruppe Prof. W. Jung, konnte die vorliegende Zusammenstellung erfolgen. Herzlicher Dank gilt ferner, wie oft erwähnt, Herrn H. Mertl (Dünnschliffe), Herrn G.Bergmeier (Filmentwicklung), Herrn R. R. Rosin (Filmentwicklung, Bildabzüge), sowie Herrn K. Dossow (Abb. 6). Am Institut für Holzforschung der Universität München, Winzererstr. 45, Abteilung Holzanatomie, werden die Dünnschliffe seit Jahren mikroskopisch mit Hilfe von rezenten Dünnschliffpräparaten identifizert. Herzlicher Dank gilt Herrn Akad. Oberrat Dr. D. Grosser.

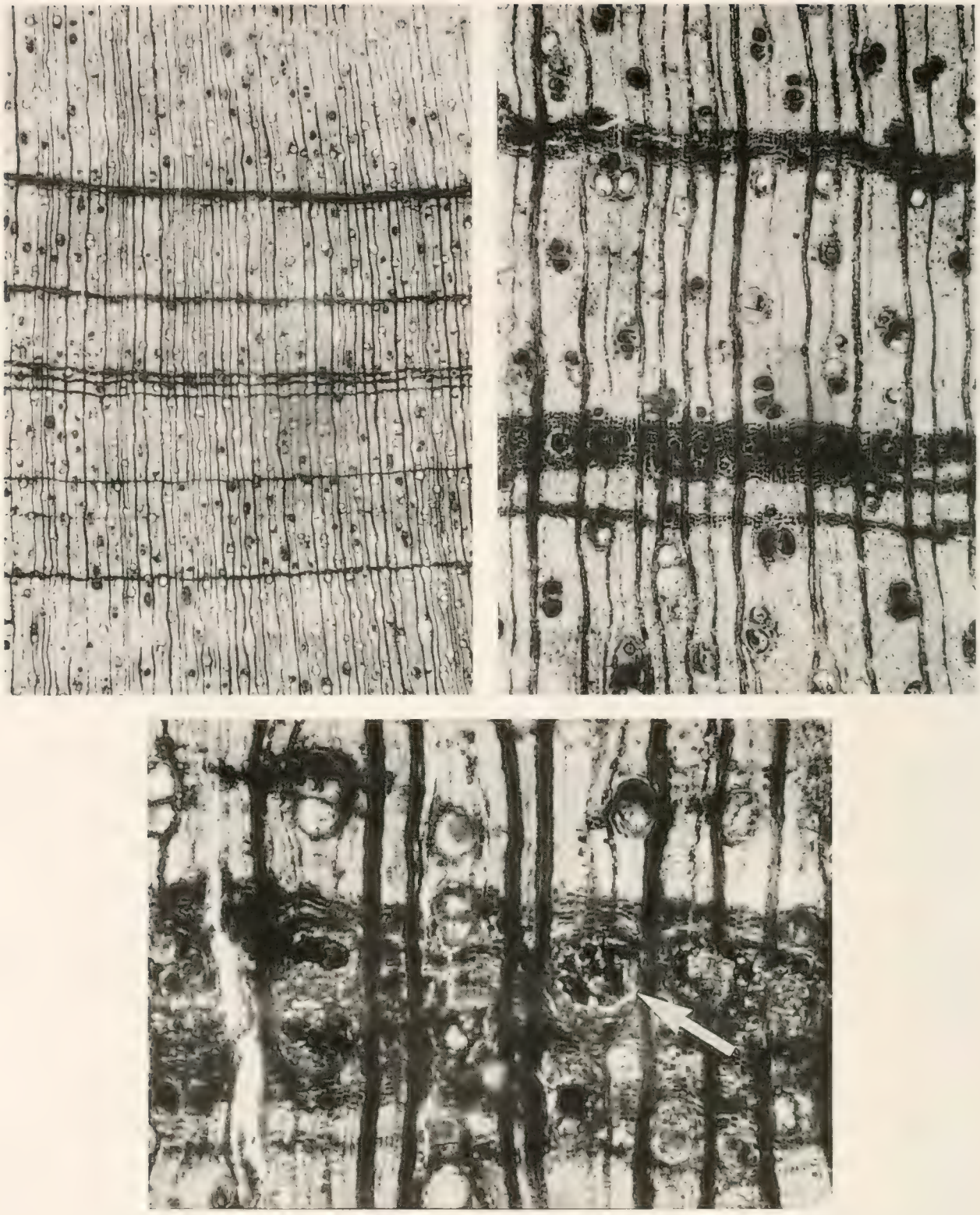


Abb. 9: Querschliffe. *Carapoxylon* sp., Fundort Rauscheröd, Meliaceae, mit tangential verlaufenden dunklen Parenchymbändern, Harzgängen und gummiähnlichen Inhaltsstoffen (Pfeil). Oben links x 6, rechts x 20, unten x 35.

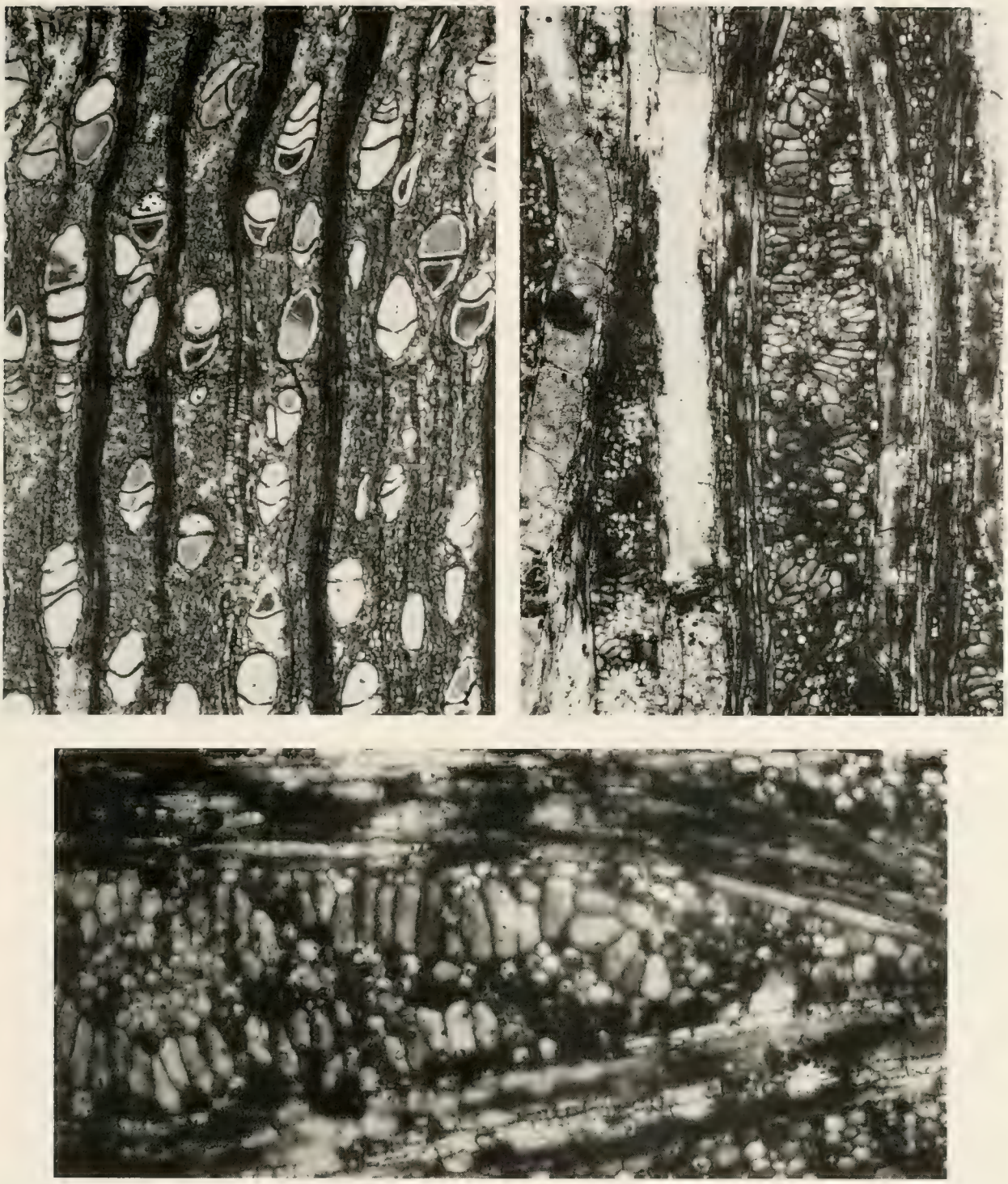


Abb. 10: Quer- und Tangentialschliffe. *Grewioxylon* sp., Tiliaceae; Fundort Rauscheröd, Gefäße mit gelblichen Inhaltsstoffen im Bereich einer undeutlichen Zuwachsgrenze (links x 35). Breiter Holzstrahl im Längsbild mit zahlreichen, ziegelförmigen Zellen (rechts x 70, unten x 140).

Tab.7: Verkieselte Palmenhölzer aus dem süddeutschen Anteil des Molassebeckens.

Fundort, Top. Kt.	Taxa, Code	leg. / ded.	Literatur
Adelschlag 7133	*Palmoxylon* sp., BSP 1965 I 266		Jung 1981
Adelschlag 7133	*Palmoxylon* sp., BSP 1964 I 485	H. Mayr, W. Jung	
Adelschlag 7133	*Palmoxylon* sp., BSP 1966 I	H. Mayr	
Bergheim 7133	*P. lacunosum* Unger, BSP 1955 I 605, 606	L. Fruth	Mägdefrau 1956
Bergheim 7133	*Palmoxylon* sp.	Jung 1981	
Burlafingen 7526	*P. lacunosum* ssp.*ulmensis*	Schäfle	Zimmermann 1962
Eggingen 7626	*P. bacillare* (Brongh.) Jurasky	-	Burg & Gregor 1983, Gregor & Lutz 1984
Ellhofen 8325	? Palmenhölzer	K. Wächter	Erb 1922
Hagenauer Forst 7433	*P. lacunosum* Unger, BSP 1951 I 173	W. Stephan	Mägdefrau 1956
Nassenfels 7133	*P. lacunosum verum* Stenzel, BSP 1965 I, BGLa 4486		det. W. Jung
Prielhof 7133	*Palmoxylon* sp., BSP 1969 XVIII 44, 150, 182, BSP 1969 XVIII 292,379	A. Selmeier	
Rauscheröd 7445	*Palmoxylon* sp., BSP 1964 I 367	R. Trauner	
Rauscheröd 7445	*Palmoxylon* sp., mit Wurzelmantel, BSP 1978 I 25		Jung 1979
Rauscheröd 7445	*Palmoxylon* sp., BSP 1980 I 1 u. 2	F. Pfeil	
Rauscheröd 7445	*Palmoxylon* sp.	R. Baumgartner	
Sigmaringen 7921	Palmenholz, 40 cm Durchmesser	Kieswerk Valet & Ott, J. Werner, H. Knobel	Kirchheimer 1980
Ulm 7526	*P. lacunosum* ssp. *ulmensis*, Gewicht 20 kg	Firma Epple	Kirchheimer 1962
Unterstall 7233	*Palmoxylon* sp.		
Zöls 7445	*Palmoxylon* sp.		Jung 1981

6. Literatur

ANDRES, G. (1951): Die Landschaftsentwicklung der südlichen Frankenalb im Gebiet Hofstetten-Gaimersheim-Wettstetten nördlich von Ingolstadt. - Geologica Bavarica, 7: 1-57, 8 Abb., 4 Taf., 1 geol. Kt. 1:25000; München.

BAUBERGER, W., UNGER, H. J. et al. (1984): Geologische Karte von Bayern 1:25000. Erläuterungen zu Blatt-Nr. 7446 Passau. - 175 S., 28 Abb., 16 Tab., 8 Beil.; München (Bayer. Geol. Landesamt).

BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT [Hrsg.] (1996): Erläuterungen der Geologischen Karte von Bayern 1 : 500 000.- 4. Aufl., 329 S.; München.

BIRZER, F. (1939): Verwitterung und Landschaftsentwicklung in der südlichen Frankenalb. - Z. dtsch. geol. Ges., **91**: 1-57, 2 Abb., 1 Taf.; Berlin.

BRODT, ST., GOTTWALD, H. & GREGOR, H.-J. (1993): Verkieselte Hölzer aus dem Känophytikum der Sahara Libyens. - Documenta naturae, **80**: 32-38, 2 Abb., 8 Taf.; München.

BÜCHI, U. & HOFMANN, F. (1945): Über das Vorkommen kohlig-kieseliger Schichten und verkieselter Baumstämme in der oberen marinen Molasse von St.Gallen. - Eclogae geol. Helv., **38**: 195-205, 2 Abb.; Basel.

BUXTORF, R. (1980): Beitrag zur Kenntnis der Kieselhölzer der Vogesenschotter des Delsberger Beckens. - Verh. naturforsch. Ges. Basel, **89**: 89-92, 3 Abb.; Basel.

CICHOCKI, O. (1988): Zur Histologie tertiärer Hölzer Österreichs. - Diss. form. naturwiss. Fak., Univ. Wien. - 360 S., 10 Tab., 17 Taf.; Wien (Maschinenschrift).

CICHOCKI, O. (1992): Fossile Hölzer aus tertiären und quartären Sedimenten des Mühl-, Wald-, Weinviertels und der Molasse. - In: Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference Vienna, 19-23 Sept. **1991**: 117-120; Wien (Naturhist. Museum Wien).

DEHM, R. (1951): Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren. - N. Jb. Geol. Paläont. **1951**, Mh., 140-152, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

ERB, L. (1923): Zur Stratigraphie und Tektonik der Allgäuer Molasse. - Geogn. Jh. **35**: 167-192, 1 Abb.; München (Piloty & Loehle).

FELIX, J. (1882): Studien über fossile Hölzer. - 81 S., 1 Taf.; Leipzig (Pöschel & Trepte).

FLURL, M. (1792): Beschreibung der Gebirge von Baiern und der oberen Pfalz. - 30 unbeziff. S., 642 S., 4 Taf. 1 Kt.; München (J. Lentner).

GOTTWALD, H. (1997): Alttertiäre Kieselhölzer aus miozänen Schottern der ostbayerischen Molasse bei Ortenburg. - Documenta naturae, **109**: 1- 60, 24 Abb., 9 Taf., 4 Tab.; München.

GREGOR, H.-J. (1980): Zum Vorkommen fossiler Palmenreste im Jungertiär Europas unter besonderer Berücksichtigung der Ablagerungen der Oberen Süsswassermolasse Süd-Deutschlands. - Ber. Bayer. Bot. Ges., **51**: 135-144; München.

GREGOR, H.-J. (1982a): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. - 278 S., 34 Abb., 16 Taf., Beilagen; Stuttgart (F. Enke).

GREGOR, H.-J. (1982b): Ein verkieselter Baumstamm aus dem Ortenburger Schotter. - Documenta naturae, **12**: 38-39, 2 Taf.; München.

GREGOR, H.-J. & HABERDA, H. (1993): Ein Palmenholz aus der Braunkohle der „Älteren Serie" am Südrand des Bayerischen Grundgebirges bei Deggendorf. - Documenta naturae, **80**: 50-54, 1 Abb., Taf. 13, Fig. 1-2; München.

GREGOR, H.-J. & LUTZ, H. (1984): Süsswasserquarzite mit Palmenresten aus dem Miozän von Eggingen (Ulm). - In: August-Wetzler-Gedenkband, Molasseforschung, **84**, 79-91, Historischer Ver. Günzburg e. V. [Hrsg.]; Günzburg (Jantsch).

GRIMM, W.-D. (1977): Erd- und Landschaftsgeschichte der Umgebung von Griesbach im Rottal. - Therme, H. **1**: 7-13, 8 Abb., 1 Profil; Griesbach i. Rottal.

GROS, J.P. (1981): Nouveaux bois fossiles du Cénozoique d'Autriche et d'Ethiopie. - These 3eme cycle, Univ. Claude Bernard Lyon 1, 143 p., 2 tabs., 20 pls.; Lyon.

GROS, J. P. (1983): Nouveau bois fossile de l'Eggenburgien d'Autriche: *Quercoxylon furwaldense* n. sp. - Rev. gén. Bot., **90**: 43-80, 37 figs. et. tabs.; Paris.

GROS, J. P. (1984): Étude comparative de 4 échantillons de bois fossiles de l'Eggenburgien d'Autriche, rapportes au nouveau genre *Metacacioxylon* n.g. et aux espèces *M. marglii* n.sp. et *M. lemoignei* n.sp. - Rev. gén. Bot., **91**: 35-80, 39 figs.; Paris.

Gümbel, C. W. (1889): Kurze Erläuterungen zum Blatte Ingolstadt (No. XV) der geognostischen Karte des Königreiches Bayern. - 34 S.; Cassel (Th. Fischer).
Haberda, H. (1982): Fundbericht über Kieselhölzer aus den Donauschottern im Landkreis Deggendorf/Ndb. - Naturwiss. Z. f. Niederbayern, **29**: 10-13, 3 Abb.; Landshut.
Hagn, H., Heissig, K. & Schleich, H. (1990): Die jungtertiäre Molasse zwischen Vilshofen und Passau. - Der Bayerische Wald, **23**: 25-30, unbeziff. Abb.; Passau.
Heissig, K. (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süsswassermolasse Bayerns. - Geologica Bavarica, **94**: 239-257, 5 Abb.; München.
Heissig, K. (1997): Eine Lokalzonierung der Oberen Süsswassermolasse Bayerns und ihre biostratigraphische Korrelation. - Treffen der Molasse-Geologen 1997, 12.-13. 12. in Laimering/Augsburg, S. 8-9; München (Kurzfassung Vorträge).
Höfling, R. (1992): Zwei Jahrzehnte Engagement - Zum 20jährigen Jubiläum unserer Fördervereins. - In: Jahresbericht 1991 und Mitteilungen, S.13-15; Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München e.V.
Hofmann, E. (1933): Verkieselte Pflanzenreste aus dem Horner Becken. - In: Heimatbuch des Bezirkes Horn, **1**: 156-163; Horn, Österreich.
Hofmann, E. (1934): Paläohistologie der Pflanzen. - 308 S., 153 Abb.; Wien (J. Springer).
Hofmann, E. (1944): Pflanzenreste aus dem Phosphoritvorkommen von Prambachkirchen in Oberdonau, 1. - Paläontographica, B, **88**: 1-86, 14 Abb., 13 Taf.; Stuttgart.
Hofmann, E. (1952): Pflanzenreste aus dem Phosphoritvorkommen von Prambachkirchen in Oberdonau, 2. - Paläontographica, B, **92**: 121-182, 18 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
Holleis, P. & Gregor, H.J. (1986): Ein Beitrag zum Problem der Herkunft von Kieselhölzern auf der Südlichen Frankenalb und der Neufund einer *Tempskya* ebenda. - Archaeopteryx, **1986**: 51-60; 6 Abb., 2 Tab.; Eichstätt.
Holleis, P. (1992): Kieselhölzer aus randlichen Ablagerungen der Oberen Süsswassermolasse (südliche Frankenalb). - Documenta naturae, **7**: 30-35, 1 Abb., 2 Tab.; München.
Jung, W. & Gall, H. (1978): Vom Fossil zum Aschenbecher. Versteinertes Holz und versteinerte Wälder auch in Bayern. - Charivari, **7**: 66-71, 13 Abb.; Miesbach.
Jung, W. (1979): Palmenholz mit Wurzelmantel. - Jber. 1978 u. Mitt. Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. e. V., **7**: 12-13, 1 Abb.; München.
Jung, W. (1981): Sind die fossilen Palmen aus der Oberen Süsswassermolasse Bayerns umgelagert ? - Ber. Bayer. Bot. Ges., **52**: 109-116; München.
Jung, W. (1983): *Tempskya*-Funde aus jungquartären Schottern Süddeutschlands. - Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 119-124, 2 Taf.; München.
Jung, W. (1989): Stehen die Palmenfunde von Goldern im Widerspruch zu den Befunden früherer Autoren ? - In: Spitzlberger, G., Miozäne Palmblattfunde von Goldern bei Landshut (Niederbayern), **31**: 118-119; Naturwiss. Z. f. Niederbayern, Landshut.
Jung, W. & Mayr, H. (1980): Neuere Befunde zur Biostratigraphie der Oberen Süsswassermolasse Süddeutschlands und ihre palökologische Deutung. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **20**: 159-173, 1 Abb., 1 Tab.; München.
Kälin, D. (1993): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Oberen Süsswassermolasse der Nordwestschweiz.- 238 S.; Diss. ETH Zürich.
Kälin, D. (1997): Litho- und Biostratigraphie der mittel- bis obermiozänen Bois de Raube-Formation (Nordwestschweiz). -Eclogae geol. Helv. **90**: 97-114, 11 Abb., 7 Tab.; Basel.
Kirchheimer, F. (1980): Ein verkieselter Palmenstammrest aus dem Pleistozän der Umgebung von Sigmaringen (Hohenzollern). - Der Aufschluss, **31**: 223-228, 3 Abb.; Heidelberg.
Kovar, J. (1986): Erste Ergebnisse vergleichender floristischer Untersuchungen an miozänen Floren der alpinen Molasse und des pannonischen Raumes (Wiener Becken und angrenzende Gebiete). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **86**: 205-217, 4 Tab.; Frankfurt a. M.
Kovar-Eder, J.(1988): Obermiozäne (Pannone) Floren aus der Molassezone Österreichs. - Beitr. Paläont. Österr., **14**: 19-121, 17 Abb., 12 Taf.; Wien.
Kovar-Eder, J. (1990): Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Paläobotanik. - Kataloge Bd. **8**, H. 1, 342 S.; Wien (Naturhist. Museum).
Kovar-Eder, J.(1995): Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien, Paläobotanik. - Kataloge Bd. **8**, H. 2, 138 S.; Wien (Naturhist. Museum).

Kräusel, R. & Leschik, G. (1955): Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel. - Schweiz. palaeont. Abh., **71**: 1-45, 9 Abb. 9 Taf.; Basel.

Mägdefrau, K. (1956): Palmenhölzer aus dem bayerischen Miozän. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1956**: 532-535, 2 Abb.; Stuttgart.

Mayr, F. X. (1964): Die naturwissenschaftlichen Sammlungen der Philosophisch-theologischen Hochschule Eichstätt. - In: Festschr. 400 Jahre Collegium Willibaldinum Eichstätt, 302-334, 8 Abb.; Eichstätt.

Müller-Stoll, W. R. & Mädel-Angeliewa, E. (1983): Fossile Hölzer mit schmalen apotrachealen Parenchymbändern I. Arten aus der Gattung *Eucaryoxylon* Müller-Stoll & Mädel. - Feddes Rep., **94**: 655-667, 3 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Berlin.

Pfeil, F. & Werner, W. (1991): Sammlung R. Baumgartner. - In: Jahresbericht 1990 und Mitteilungen, S.12-21, 4 Taf.; Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München e.V.

Reiter, E. (1989): Ein kleiner Beitrag zu Fossilvorkommen und zur geologisch-paläontologischen Literatur der oberösterreichischen Molasse. - Ber. Anselm Desing-Verein (Naturwiss. Slg. Kremsmünster), **16**: 2-31; Kremsmünster.

Reiter, E. & Schirl, K. (1989): Die erdwissenschaftlichen Sammlungen des Stiftes Lambach in Oberösterreich. - 35 S., 16 Abb.; ARG u. Stift Lambach.

Reuter, L. (1927): Geologische Darstellung des schwäbisch-fränkischen Juras, seines triadischen Vorlandes und des südlich angrenzenden Molasse-Gebietes. - In: Schuster, M., Abriss der Geologie von Bayern r. d. Rheins in sechs Abteilungen. - Abt. IV: 1-166; München (R. Oldenbourg u. Piloty & Loehle).

Schärl, P. Placidus (1794): Von Versteinerung des Holzes. - Neue philos. Abh. der bayer. Akad. d. Wiss., **6**: 243-278, 1 Kt.; München (Anton Franz, churf. Hof- Akademie und Landschaftsbuchdrucker).

Scheuenpflug, L. (1973): Windkanter im pleistozänen Schottergebiet der Iller-Lech-Platte westlich Augsburg. - Der Aufschluss, **24**: 447-448, 1 Abb.; Heidelberg.

Schneid, T. (1916): Die Geologie der fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. (Zweite Hälfte). - Geognost. Jh., **28**: 1-61; München.

Schnitzer, R. (1939): Geologische Bodenfunde beim Bau der Reichsautobahn München-Ulm zwischen Baukilometer 30,9 westlich Altomünster (Obb.) und 103,5 bei Leipheim a. D. - Schwabenland, **1**: 22-26; Augsburg.

Schnitzer, R. (1956): Die Landschaftsentwicklung der südlichen Frankenalb im Gebiet Denkendorf-Kösching nördlich von Ingolstadt. - Geologica Bavarica, **28**: 3-47, 7 Abb., 1 Kt.; München.

Schuster, J. (1906): Über ein fossiles Holz aus dem Flysch des Tegernsee Gebietes. - Geognost. Jh., **19**: 139-152; 3 Abb., 1 Taf.; München.

Schuster, J. (1909): Paläobotanische Notizen aus Bayern. 5. Über ein oberoligozänes Lorbeerholz aus dem Allgäu. - Ber. Bayer. Bot. Ges., **12**: 54-56, 2 Taf.; Ansbach.

Selmeier, A. (1982): Verkieselte Holzreste aus den pontischen Vogesenschottern des Delsberger Beckens (Schweiz). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **56**: 33-41, 6 Abb.; Frankfurt a. M.

Selmeier, A. (1983): *Carapoxylon ortenburgense* n. sp. (Meliaceae) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 95-117, 6 Abb., 4 Taf.; München.

Selmeier, A. (1985): Jungtertiäre Kieselhölzer (Bombacaceae, Tiliaceae, Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). - Münchner Geowiss. Abh., Reihe A, Geologie und Paläontologie, **6**: 89-140, 9 Abb., 10 Taf.; München.

Selmeier, A. (1986): Jungtertiäre Kieselhölzer aus Rauscheröd (Niederbayern). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **86**: 249-260, 2 Abb., 2 Taf.; Frankfurt a. M.

Selmeier, A. (1989a): Ein verkieselter Mahagonistamm (Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter. - Naturwiss. Z. für Niederbayern, **31**: 81-106, 15 Abb.; Landshut.

Selmeier, A. (1989b): Funde verkieselter Hölzer aus dem nordalpinen Molassebecken und einigen Randgebieten. - Geologica Bavarica, **94**: 409-446, 8 Abb.; München.

Selmeier, A. (1989c): Fundorte verkieselter Hölzer in den Alpen und im Delsberger Becken (Schweiz). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **109**: 193-201, 5 Abb., 1 Taf.; Frankfurt a. M.

Selmeier, A. (1991): Verkieselte *Castanea*-Hölzer aus dem Neuburger Wald bei Passau (Niederbayern).- Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **31**: 149-165, 9 Abb., 5 Tab.; München.

Selmeier, A. (1994): Kieselhölzer aus dem Donauraum zwischen Regensburg und Passau. - Der Bayerische Wald, **8**: 9-19, 13 Abb.; Grafenau.

Selmeier, A. (1996):Tertiary *Platanus* woods from the northalpine Molasse basin (Austria, Germany). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 157-183, 17 figs., 2 tabs.; München.

Selmeier, A. (1997): Tertiäre *Lithocarpus*-Hölzer aus Bad Abbach (Bayern, Süddeutschland). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **37**: 119 - 134, 16 Abb.; München.

Selmeier, A. (1998a): *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp. with disjunctive ray cell walls from the Bavarian East Molasse (Rauscheröd).- Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **38**; München.

Selmeier, A. (1998b): Katalog der fossilen Hölzer in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. - unveröff.; München.

Selmeier, A. & Grosser, D. (1980): *Paradoxoxylon leuthardtii* Kräusel, eine Bennettitiaceae aus den pontischen Vogesenschottern des Delsberger Beckens (Schweiz). - Verhandl. Naturf. Ges. Basel, **89**: 79-87, 8 Abb., 2 Tab.; Basel.

Senniger, F. & Viohl, G. (1984): F.X. Mayr. Ein Leben für Gott und die Natur. - 183 S., 91 Abb.; Eichstätt (Brönner & Daentler).

Spitzlberger, G.(1989): Miozäne Palmblattfunde von Goldern bei Landshut (Niederbayern). -Naturwiss. Z. Niederbayern, **31**: 107-121, 3 Abb.; Landshut.

Süss, H. (1992): Neues über die Gattung *Paradoxoxylon* Kräusel. - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **147**: 179-181; Frankfurt a.M.

Süss, H. & Steiner, W. (1992): *Paradoxoxylon* sp., eine Bennettitee aus dem Keuper von Thüringen. - Z. geol. Wiss. **20**: 583-591, 2 Taf.; Berlin.

Stenzel, K. G. (1904): Fossile Palmenhölzer. - Beitr. Palaeont. Geol. Österreich-Ungarns und des Orients, **16**: 107-288, 21 Taf.; Wien.

Unger, H. J. (1984): Geol. Karte von Bayern 1:50 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. Griesbach im Rottal.- 245 S.; Bayer. Geol. Landesamt München.

Unger, H. J. (1989): Die Lithozonen der Oberen Süsswassermolasse Südostbayerns und ihre vermutlichen zeitlichen Äquivalente gegen Westen und Osten. - Geologica Bavarica, **94**: 195-237, 16 Abb., 5 Tab.; München.

Unger, H. J. (1995): Der Ortenburger Schotter in Bohrungen Ostniederbayerns. - Documenta naturae, **95**: 22 - 68, 11 Abb., 3 Taf.; 1995.

Van der Burgh, J. (1983): Blähzellen in einem fossilen Holz aus Aubenham. - Documenta naturae, **14**: 27-28; Taf. 2; München.

Van der Burgh, J. & Gregor, H.-J. (1983): Verkieselte Hölzer aus dem Untermiozän Süddeutschlands. - Documenta naturae, **12**: 31-37; München.

Wellnhofer, P. (1996). Ankauf der Sammlung Ludwig Fruth Inv.-Nr. 1990 XVIII. - In: Jahresbericht 1995 und Mitteilungen, S. 12-16, 6 Abb.; Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München e.V.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süsswasser-Molasse Niederbayerns. - Zitteliana, **14**: 3-58, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Zimmermann, W. (1962): Ein fossiler Palmenstamm aus der Umgebung von Ulm. - Die Natur, Monatsschr. dtsch. Naturkundever., **70**: 1-4, 8 Abb.; Stuttgart.

Richtlinien für die Autoren

Artikel zur Veröffentlichung in den Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie sind zu senden an die Schriftleitung:

Prof. Dr. Kurt Heißig, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/II, 80333 München

Einsendeschluß ist jeweils der 31. Mai.

Die Texte sind grundsätzlich ausgedruckt und auf Diskette einzureichen. Der Umfang eines Artikels sollte einschließlich der Tafeln 30 Druckseiten nicht überschreiten. Außer in Deutsch werden Artikel in den Verhandlungssprachen der EU akzeptiert.

Der Überschrift sollten folgen: Die Autorennamen (zentriert) mit Adressen (als Fußnote), darunter die Anzahl der Abbildungen, Tabellen und Tafeln (zentriert), darunter Kurzfassungen in Deutsch und einer oder mehreren Fremdsprachen, bei längeren Texten ein Inhaltsverzeichnis ohne Angabe der Seitenzahlen.

Eine ausgeschriebene Gliederung sollte dem Dezimalsystem folgen.

Für den Datenträger werden folgende **Schreibprogramme** akzeptiert: Alle Versionen von MS Word, WordPerfect, Quark XPress, PageMaker.

Folgende **Formatiermerkmale** sollen auf dem Datenträger vorhanden sein:

Autorennamen (auch mit Vorname) in Kapitälchen (keinesfalls groß!)

Fossilnamen (nur Gattungs- und Artniveau) in Kursiv

Gesamtüberschrift: Fett, zentriert

Überschriften 1. Grades: Fett, zentriert

Überschriften 2. Grades: Normal, zentriert (evtl. gesperrt)

Absätze sind nur durch (automatische! oder Tab.) Einrückung, nicht durch Leerzeilen voneinander zu trennen.

Tabellen sind entweder in reprofähiger Form beizugeben oder computergeneriert auf der Diskette (EPS-, TIFF-Format) zu speichern. Im zweiten Fall sollen sie in das Satzspiegelformat der Mitteilungen passsen: 126 x 198 mm. Reprofähige Tabellen werden auf Satzspiegel verkleinert falls nötig. Die Schriftgröße sollte darauf eingerichtet werden, daß die Tabelle dann lesbar bleibt.

Textabbildungen und **Tafeln** sind im Original, notfalls mit Verkleinerungsmaßstab beizugeben. Falls eine Verkleinerung auf Satzspiegel vorgesehen ist, sollte ein Balkenmaßstab auf der Tafel oder Abbildung vorhanden sein, da dies genauer ist als Angaben auf der Tafel- oder Abbildungserläuterung.

Im **Literaturverzeichnis** ist außer Seitenangaben auch die Zahl der Textabbildungen, Tabellen und Tafeln anzugeben. Die Jahrgangs- oder Band-Nr. ist fett zu formatieren.

Jedes einzelne Zitat entspricht dabei einem Absatz, dessen erste Zeile am Seitenrand, ohne Absatzeinzug beginnt (hängend). Die weiteren Zeilen sind dagegen (automatisch oder Tab.) eingerückt. Zwischen den Zitaten werden keine Leerzeilen eingeschoben.

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und historische Geologie

Heft 38, 1998

INHALT

KAYA, ORHAN, ERNST DIETER MÜLLER, NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN & TANJU KAYA: Biostratigraphic and environmental aspects of the Late Miocene-Early Pliocene deposits in Develiköy (Manisa, Turkey) 3

EBLI, OSKAR & FELIX SCHLAGINTWEIT: On some biostratigraphically important microfossils (benthic foraminifera, dasycladales) from subsurface Late Jurassic-Early Cretaceous shallow water limestones of S-Germany 9

SCHWEIGERT, GÜNTER, GERD DIETL & MARTIN RÖPER: *Muensteria vermicularis* STERNBERG (Vermes, Sabellidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands 25

FISCHER, PIA: Die Bivalvenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Ctenostreon pectiniforme* (SCHLOTHEIM 1820), Limidae 39

GRÜNDEL, JOACHIM & ALEXANDER NÜTZEL: Gastropoden aus dem oberen Pliensbachium (Lias δ_2, Zone des *Pleuroceras spinatum*) von Kalchreuth östlich Erlangen (Mittelfranken) 63

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & MOHAMMAD MOHAMMADI-MONFARED: Ammoniten aus dem Oberen Jura des Nordiran 97

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER, SEYED ALI AGHANABATI, FRANZ FÜRSICH, BABA SENOWBARI-DARYAN & MAHMOUD REZA MAJIDIFAR: *Cadomites* aus der unteren Baghamshah-Formation (Oberbathon, Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran) 111

SEYED-EMAMI, KAZEM, GERHARD SCHAIRER & SEYED ALI AGHANABATI: *Bullatiomorphites* aus dem Oberbathon (Mittlerer Jura) SW Tabas (Zentraliran) 121

WITT, WOLFGANG W.: Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 14. Ostracoden 135

RÜCKERT-ÜLKÜMEN, NERIMAN: Cyprinidae (Pisces) aus dem Jungtertiär von Alpagut-Dodurga bei Çorum (Mittelanatolien, Türkei) 167

FAHLBUSCH, VOLKER: Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 15. Jüngster Nachweis des Schuppentieres *Necromanis* (Pholidota, Mammalia) in Deutschland 183

WESSELS, WILMA: Gerbillidae from the Miocene and Pliocene of Europe 187

SRIVASTAVA, RAHUL: Biomechanical analyses of rodent incisors: a morphological and microstructural adaptation 209

SRIVASTAVA, RAHUL & BAHADUR SINGH KOTLIA: Propagation of cracks and structural reinforcement in the enamel of arvicolid Molars (Mammalia, Rodentia) 227

ALROY, JOHN, RAYMOND L. BERNOR, MIKAEL FORTELIUS & LARS WERDELIN: The MN System: Regional or Continental? 243

SELMEIER, ALFRED: *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp. from the East Bavarian Molasse with disjunctive ray cell walls 259

SELMEIER, ALFRED: Aufsammlungen von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich 275

München, 15. Dezember 1998
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger GmbH, 84503 Altötting
ISSN 0077–2070

701
M96
MH

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie u. histor. Geologie

39

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	236 S.	München, 15. 12. 1999

ISSN 0077–2070

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und histor. Geologie

HEFT 39

INHALT

Scherzinger, Armin & Günter Schweigert: Die Ammoniten-Faunenhorizonte der Neuburg-Formation (Oberjura, Südliche Frankenalb) und ihre Beziehungen zum Volgium 3

Haberl, Heinz, Gerhard Schairer, Günter Schweigert & Arnold Zeiss: Ein erster Fund von *Hybonoticeras* im Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Südliche Frankenalb, Bayern) 13

Schairer, Gerhard, Kazem Seyed-Emami, Mahmoud Reza Majidifard & Mohammad Mahammadi-Monfared: Erster Nachweis von Untertithon in der Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität bei Bash Kalateh (Zentral Koppeh-Dagh, NE-Iran) 21

Witt, Wolfgang W.: Süßwasser-Ostracoden aus den untermiozänen Oncophora-Schichten der Vorlandmolasse Niederbayerns 33

Rückert-Ülkümen, Neriman & Ernst Dieter Müller: Larven von *Aphanius* sp. (Teleostei, Cyprinodontidae) aus dem jungtertiären Seeton von Wemding (Nördlinger Ries) 51

Rossmann, Thorsten & Michael W. Maisch: Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse 69

Böhme, Madelaine: Doppelschleichen (Sauria, Amphisbaenidae) aus dem Untermiozän von Stubersheim 3 (Süddeutschland) 85

Darga, Robert, Madelaine Böhme, Ursula Göhlich & Gertrud Rössner: Reste höherer Wirbeltiere aus dem Alttertiär des Alpenvorlandes bei Siegsdorf/Oberbayern 91

Bernor, Raymond L., Thomas M. Kaiser, Laszlo Kordos & Robert S. Scott: Stratigraphic Context, Systematic Position and Paleoecology of *Hippotherium sumegense* Kretzoi, 1984 from Mn 10 (Late Vallesian of the Pannonian Basin) 115

Uhlig, Undine: Neue Kleinsäugerfunde aus dem Oligozän (MP 24, 25) der subalpinen Molasse 151

Kostopoulos, Dimitris S. & Sevket Sen: Late Pliocene (Villafranchian) Mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey 165

Selmeier, Alfred: Streufunde präquartärer Hölzer aus alpinen Regionen 203

Selmeier, Alfred: Kieselhölzer (Bombax, Carapa, Cinnamomum) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter, Ostmolasse Bayerns 219

München, 15. Dezember 1999
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	236 S.	12 Taf.	München, 15. 12. 1999

ISSN 0077–2070

Herausgegeben von Prof. Dr. Reinhold Leinfelder,
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie
und historische Geologie
Redaktion: Prof. Dr. Kurt Heißig

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	3–12	München, 15. 12. 1999

Die Ammoniten-Faunenhorizonte der Neuburg-Formation (Oberjura, Südliche Frankenalb) und ihre Beziehungen zum Volgium

Von Armin Scherzinger und Günter Schweigert *)

Mit 1 Abbildung und 1 Tafel.

Kurzfassung

In den überwiegend submediterran geprägten Ammonitenfaunen der Neuburg-Formation stellen subboreale Faunenelemente extreme Seltenheiten dar, die jedoch eine wichtige Bedeutung für Korrelationen mit subborealen Zonenschemata besitzen. Die großwüchsige, bisher nur in einem einzigen Exemplar bekannte Ammonitenart *Perisphinctes constrictor* Schneid aus dem Tithonium von Unterhausen bei Neuburg/Donau wird als Einwanderer von der Russisch-Polnischen Plattform gedeutet. Enge Beziehungen bestehen zu Ammoniten der Gattungen *Sarmatisphinctes* und *Ilowaiskya*. *Perisphinctes lumbricarius* Schneid wird zur Gattung *Dorsoplanites* Semenov gestellt und dürfte eine Vorläuferform von *Dorsoplanites panderi* darstellen. Letztere ist eine Zonen-Indexart des russischen Mittleren Volgiums.

Für die Neuburg-Formation wird ein Konzept zur Abfolge von Ammoniten-Faunenhorizonten vorgestellt. Dabei werden der *penicillatum*-, *ciliata*- und der *callodiscus*-Horizont der Ciliata-Zone zugerechnet. Sowohl *Perisphinctes constrictor* als auch *Perisphinctes lumbricarius* stammen aus dem *penicillatum*-Horizont und belegen einen hohen Faunenaustausch im tieferen Teil der Neuburg-Formation. Die darauffolgende Palmatus-Zone umfaßt den *glabrum*- und den *palmatus*-Horizont.

Abstract

Subboreal faunal elements are extremely rare in the submediterranean ammonite faunas from the Tithonian of Neuburg (Bavaria). However, they allow correlations between different zonal schemes. *Perisphinctes constrictor* Schneid, an ammonite species only known from a single but large specimen from the Tithonian of Neuburg/Donau is re-investigated. We consider it to represent an immigrant from the Sarmatian Platform. Close relations are given to *Sarmatisphinctes* and *Ilowaiskya*. Another exotic ammonite from Neuburg, *Perisphinctes lumbricarius* Schneid, is allocated now to the genus *Dorsoplanites* Semenov. It represents an ancestor of *Dorsoplanites panderi*, an index species of the Middle Volgian of Russia.

A preliminary stratigraphical concept of succeeding ammonite faunal horizons is presented. The Ciliata Zone in the lower part of the Unterhausen Member consists of the *penicillatum*, *ciliata*, and of the *callodiscus* faunal horizons. *Perisphinctes constrictor* and *Perisphinctes*

*) A. Scherzinger, Hewenstraße 9, D-78194 Immendingen-Hattingen.
Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

lumbricarius both come from the *penicillatum* horizon thus indicating a high faunal exchange between different faunal provinces at this level. The following Palmatus Zone consists of the *glabrum* and of the *palmatus* faunal horizons.

1. Einleitung

Die Ammonitenfauna der Neuburger Bankkalke der Südlichen Frankenalb ist seit der Beschreibung einzelner Arten durch OPPEL (1862) und SCHLOSSER (1882) in den wissenschaftlichen Blickpunkt gerückt. Seit der Monographie von SCHNEID (1915), der eine vorläufige Mitteilung desselben Autors vorausgehen sollte, die jedoch erst später erschienen ist (SCHNEID 1916), wurde die Bedeutung der Ammonitenfaunen aus den Neuburger Bankkalken als wichtiges Bindeglied verschiedener Faunenprovinzen im höheren Unter-Tithonium Europas immer wieder herausgestellt. Neben kleineren Arbeiten von BARTHEL (1962, 1964), BARTHEL & GEYSSANT (1973), ZEISS (1960) sowie GEYSSANT & ZEISS (1978) unterblieben jedoch, bedingt durch den frühen Tod K. W. BARTHELS, weitere Untersuchungen. Lediglich vom Ausland aus wurden weiterhin vielversprechende Ansätze versucht, Faunen aus dem mediterranen Jura Spaniens und Südostfrankreichs (z. B. ENAY & GEYSSANT 1975; DONZE & ENAY 1961; CECCA & ENAY 1991) und auch solche aus Polen (KUTEK 1994; KUTEK & ZEISS 1974, 1997) mit den Neuburger Bankkalken zu korrelieren, was letztlich aufgrund der bislang nur unvollkommen ausgearbeiteten stratigraphischen Abfolge der Faunen und der fehlenden Revision der auftretenden Taxa noch immer nicht abschließend geklärt werden konnte (vgl. JELETZKY 1989). Eine solche Revision ist von uns derzeit in Bearbeitung. Wir geben deswegen hier eine vorläufige Übersicht über das bisher erarbeitete feinstratigraphische Konzept, das auf der Basis aufeinanderfolgender Ammoniten-Faunenhorizonte beruht. Dabei lassen sich insgesamt 5 Faunenhorizonte unterscheiden. Der ungefähre stratigraphische Umfang der gesamten Neuburg-Formation wurde von ZEISS & BACHMAYER (1989: Abb. 1) dargestellt. Eine umfassende Neubewertung ist erst nach Abschluß der neuen Untersuchungen möglich.

Die Abfolge der Perisphinctiden in der Unterhausen-Subformation läßt unseres Erachtens eindeutig den Schluß zu, daß die von BARTHEL (1975) in seine neue Gattung *Isterites* gestellten Arten aus der Gattung *Danubisphinctes* ZEISS 1968 hervorgehen, wobei sich jedoch aufgrund des Variabilitätsspektrums einzelner Chronospezies keine zweckmäßige Abgrenzung definieren läßt. Wir beziehen deswegen die Gattung *Isterites* wieder in *Danubisphinctes* ein.

Abkürzungen im Text: D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite, Nw = Nabelweite, Zi/2 = Primärrippen/halber Umgang, Za/2 = Sekundärrippen/halber Umgang; [M] = makroconche Ammonitenart, [m] = mikroconche Ammonitenart; BSPM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München.

2. Die Ammoniten-Faunenhorizonte der Neuburg-Formation

Eine Analyse der umfangreichen Aufsammlungen von BARTHEL und den Originalen zu SCHNEID (1915), die an der BSPM aufbewahrt werden, ergab, daß sich die von ZEISS (1968) aus seinen „Oberen Rennertshofener Schichten" angegebenen Arten sämtlich mit solchen aus basalen Neuburger Bankkalken identifizieren lassen, so daß die „Oberen Rennertshofener Schichten" keine wirklich eigenständige Fauna enthalten und sich möglicherweise teilweise mit den Neuburger Bankkalken verzahnen. Die Typusart der Gattung *Danubisphinctes*, *D. palatinum* ZEISS, fassen wir als jüngeres Synonym von *D. schlosseri* (SCHNEID) auf, von der ein unvollständiges Exemplar bereits als *D. danubiensis* (SCHLOSSER) beschrieben worden ist.

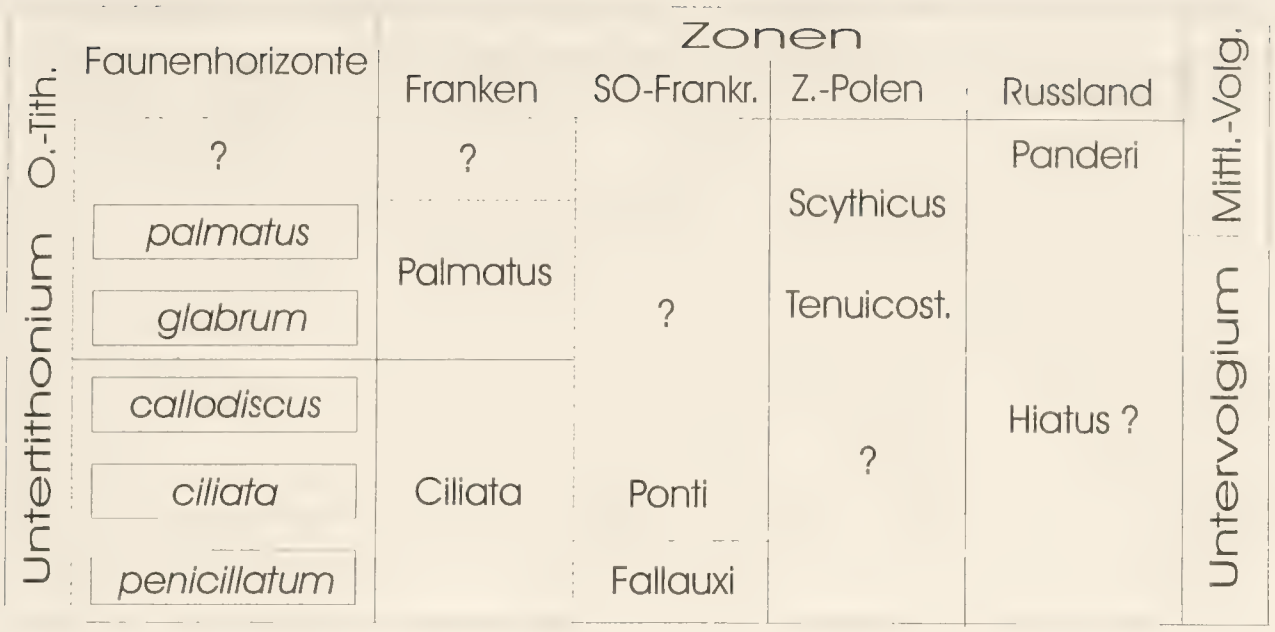


Abb. 1. Faunenhorizontabfolge und Zonengliederung im jüngeren Tithonium der südlichen Frankenalb sowie vorläufige Korrelation mit tethyalen und subborealen Zonenschemata

Damit entfällt eine eigenständige Palatinum-Zone im Liegenden der biostratigraphischen Einheiten, die in der Neuburg-Formation enthalten sind.

Wir können innerhalb der Unterhausen-Subformation von unten nach oben die folgenden Ammoniten-Faunenhorizonte unterscheiden (die Banknumerierung bezieht sich auf das Profil von BARTHEL 1962):

Penicillatum-Horizont (Unterhausen-Subformation, Bank 18–28)

Sublithacoceras penicillatum (SCHNEID) [M], *Lemencia* sp. [m], *Franconites caesposus* (SCHNEID) [M], *Parakeratinites* sp. [m], *Danubisphinctes danubiensis* (SCHLOSSER) [M], *Parapallasiceras praecox* (SCHNEID)[m], *Protancyloceras gracile* (OPPEL) [m], *Volanoceras schwertschlageri* (SCHNEID) [M], *Virgatosimoceras rothpletzi* (SCHNEID) [M], „*Virgatosimoceras*" *broilii* (SCHNEID) [M], *Calliphylloceras* sp., *Haploceras elimatum* (OPPEL) [M], *Haploceras carachtheis* (ZEUSCHNER) [m], *Pseudolissoceras bavaricum* BARTHEL [M], *Physodoceras neoburgense* (OPPEL) [M], *Sutneria asema* (OPPEL) [m], *Toulisphinctes rafaeli* (OPPEL) [M], *Sarmatisphinctes constrictor* (SCHNEID) [M], *Dorsoplanites lumbricarius* (SCHNEID) [?M].

Ciliata-Horizont (Unterhausen-Subformation, Bank 42)

Lemencia ciliata (SCHNEID) [m], *Sublithacoceras loeschi* (SCHNEID) [M], *Danubisphinctes* cf. *advena* (SCHNEID) [M], *Parapallasiceras* n. sp. [m], *Physodoceras neoburgense* (OPPEL) [M], *Sutneria asema* (OPPEL) [m], *Toulisphinctes rafaeli* (OPPEL) [M].

Callodiscus-Horizont (Unterhausen-Subformation, Bank 49)

Sublithacoceras callodiscus (SCHNEID) [M], *Lemencia* n. sp. [m], *Danubisphinctes echidneus* (SCHNEID) [M], *Parapallasiceras* n. sp. [m].

Glabrum-Horizont (Unterhausen-Subformation, Bank 60)

Sublithacoceras glabrum (SCHNEID) [M], *Lemencia nitida* (SCHNEID) [m], *Danubisphinctes scoparius* (SCHNEID) [M], *Parapallasiceras* n. sp. [m].

Palmatus-Horizont (Unterhausen-Subformation, Bank 102–116)

Danubisphinctes palmatus (SCHNEID) [M], *Parapallasiceras spurius* (SCHNEID) [m], *Haploceras* sp. [M].

Aus der Oberhausen-Subformation liegt uns lediglich ein unbestimmbares Windungsfragment eines Vertreters der Gattung *Danubisphinctes* vor (Bank 139).

Für eine submediterrane Zonengliederung greifen wir die bereits vorhandenen, von SCHNEID (1915, 1916) bzw. BARTHEL (1969) eingeführten Termini der Ciliata-Zone und der Palmatus-Zone als chronostratigraphische Einheiten auf. Dabei schlagen wir aufgrund des Vorherrschens von Vertretern der dimorphen Gattungen *Sublithacoceras/Lemencia* der Ciliata-Zone den *penicillatum-*, *ciliata-* und den *callodiscus*-Faunenhorizont zu (Abb. 1). Die Palmatus-Zone wird durch ein Vorherrschen von immer gröberrippigeren Vertretern des Dimorphenpaars *Danubisphinctes/Parapallasiceras* („*Isterites*" sensu BARTHEL) gekennzeichnet und umfaßt den *glabrum-* und den *palmatus*-Horizont. Mit dieser Gliederung wird angestrebt, diesen regionalen Chronozonen eine im Vergleich mit subborealen und mediterranen Zonenschemata möglichst äquivalente Zeitdauer zuzuordnen.

3. Subboreale Faunenelemente in der Neuburg-Formation

Gattung *Sarmatisphinctes* KUTEK & ZEISS 1997

Typusart: *Divisosphinctes fallax* ILOVAISKY in ILOVAISKY & FLORENSKY.

Sarmatisphinctes constrictor (SCHNEID) [M]
Taf. 1, Fig. 1

*1915 *Perisphinctes constrictor* n. sp. – SCHNEID, S. 324, Taf. 12, Fig. 1, non Fig. 2.
1916 *Perisphinctes constrictor* n. sp. – SCHNEID, S. 177.

Lectotypus: Original zu SCHNEID 1915, Taf. 12, Fig. 1, hiermit designiert und neu abgebildet. Aufbewahrt an der BSPM, Inv.-Nr. 1913 IX 507; vom Lectotypus sind Teilstücke verlorengegangen; lediglich der abgebildete Teil ist noch vorhanden.

Material: Nur Lectotypus bekannt. Während das von SCHNEID (1915) als Innenwindung von *P. constrictor* abgebildete Stück sicherlich nicht zu dieser Art gehört und nach seiner Erhaltung vermutlich auch aus einem anderen Fundniveau stammt, ist ein von SCHNEID erwähntes, aber nicht abgebildetes weiteres Stück nicht mehr auffindbar.

Beschreibung: Es handelt sich um einen körperlich erhaltenen, bis zum Ende gekammerten Steinkern mit hochovalem bis trapezoidalem, auffällig breitem Windungsquerschnitt. Die überwiegend radiate Skulptur besteht aus weit außen aufspaltenden, groben biplikaten Rippen, zu denen sich vor allem auf der äußeren Windung noch zusätzliche Einzelrippen dazwischenschalten. Die Rippenspaltpunkte werden durch nachfolgende Windungen nicht verdeckt. Polygyrate Rippeneinheiten sind durch häufige Richtungswechsel der Skulptur bedingt. Außerdem treten auffällig tiefe, stets prorsiradiate Einschnürungen auf. Gegenüber der ursprünglichen Abbildung fehlen heute 2 Teilstücke, die vermutlich bei der Auslagerung während des 2. Weltkriegs verloren gegangen sind (mündl. Mitt. Dr. G. SCHAIRER).

Beziehungen: Die engsten skulpturellen Beziehungen von *Perisphinctes constrictor* bestehen wohl zu einigen Formen, die von ILOVAISKY & FLORENSKY (1941) aus dem russischen Jura abgebildet wurden. Hier sind zunächst die als *Divisosphinctes sublacertosus* ILOVAISKY (*Discosphinctoides sublacertosus*, vgl. KUTEK & ZEISS 1997) bezeichneten Stücke sowie ein zu

Divisosphinctes fallax ILOVAISKY gestellter Makroconch zu nennen. Letzterer entspricht besonders auch wegen seiner weit außen gelegenen Rippenspaltpunkte und der kräftigen, lang anhaltenden Einschnürungen mit markanten Einzelrippen im Bereich der Einschnürungen den Verhältnissen *von Perisphinctes constrictor*. Für die Formen um die Art *Divisosphinctes* alias „*Virgataxioceras*" *fallax* wurde von KUTEK & ZEISS (1997) die neue Gattung *Sarmatisphinctes* eingeführt, die nach derzeitiger Fassung sowohl makro- als auch mikroconche Individuen erfaßt. Diese Formen sind jedoch ohne Zweifel Arten des späten Kimmeridgiums. Zu dieser Gruppe gehört auch die aus der polnischen Autissiodorensis-Zone beschriebene Art *Discosphinctoides subborealis* KUTEK & ZEISS. Auch später scheinen im Oberjura der Russischen Plattform aber noch entsprechende Formen vorzukommen, die sich vermutlich parallel zur Gattung *Ilowaiskya* aus den älteren Formen weiterentwickelt haben. Hierauf deutet etwa ein sehr großes Phragmokonfragment, das von ILOVAISKY & FLORENSKY (1941: Taf. 19, Fig. 36) als *Ilowaiskya* cf. *ianschini* bezeichnet wurde sowie einige in derselben Arbeit ebenfalls der Gattung *Ilowaiskya* zugewiesene Stücke, die sich durch auffällig grobe Innenwindungen von typischen Vertretern dieser Gattung unterscheiden. Ebenfalls in die engere Verwandtschaft mit *Perisphinctes constrictor* SCHNEID dürfte das von MIKHAILOV (1964: Taf. 9, Fig. 1) als „*Subplanites* cf. *pseudoscythicus*" abgebildete Fragment gehören, das außer einer vergleichbaren Skulptur auch gleichartige Einschnürungen und einen ebenfalls sehr breiten Windungsquerschnitt besitzt.

Maße (Dimensionen in mm):

D	Wh	Wb	Nw	Zi/2	Za/2
164	45	42,5	78	19	42
270	75	65	140	23	57

Gattung *Dorsoplanites* SEMENOV 1898

Typusart: *Ammonites dorsoplanus* VISHNIAKOFF.

Dorsoplanites lumbricarius (SCHNEID) [?m]
Taf. 1, Fig. 2

* 1915 *Perisphinctes lumbricarius* n. sp. – SCHNEID, S. 325, Taf. 3, Fig. 1.
1916 *Perisphinctes lumbricarius* n. sp. – SCHNEID, S. 177.
aff. 1966 *Dorsoplanites panderi* (D'ORBIGNY). – MIKHAILOV, S. 14f., Taf. 2, Fig. 1–2.

Holotypus: Original zu SCHNEID 1915, Taf. 3, Fig. 1, BSPM Inv.-Nr. 1913 IX 508, hier erneut abgebildet.

Material: Nur Holotypus.

Beschreibung: Es handelt sich um einen bis zum Ende gekammerten Steinkern mit auf den Innenwindungen rundlichem, außen hochovalem bis hochrechteckigem Windungsquerschnitt. Das Gehäuse ist ausgesprochen evolut. Die Skulptur besteht zunächst im Gegensatz zu Formen wie *Perisphinctes pseudocolubrinus* KILIAN in SCHNEID (= Innenwindung von *Danubisphinctes danubiensis*) ausschließlich aus biplikaten Rippen, zu denen sich immer mehr Schaltrippen gesellen. Der Rippenspaltpunkt wandert im Laufe der Ontogenese auf der Flanke deutlich herab. Die Rippen stehen auf den Innenwindungen radiat; ab Beginn des letzten erhaltenen Umgangs sind sie jedoch sehr stark nach vorn geneigt und queren die Ventralseite ohne Abschwächung. Die durch die Herabwanderung des Spaltpunkts stark verkürzten Rippenstiele vergröbern sich auffällig im letzten erhaltenen Windungsdrittel. Einschnürungen sind vorhanden; sie besitzen dieselbe Neigung wie die vorangehenden und nachfolgenden Rippen.

B e z i e h u n g e n: *Perisphinctes lumbricarius* SCHNEID besitzt eine überaus charakteristische Altersskulptur in Gestalt der tiefspaltenden, stark nach vorn geneigten Rippenbündel. Eine solche Skulptur, die auf beiden Flanken auftritt und daher nicht als pathologisch angesehen werden kann, kommt bei bestimmten Vertretern der Gattung *Dorsoplanites* vor. Da auch die erkennbaren Suturmerkmale nicht gegen eine solche Verwandtschaft sprechen, stellen wir die Art zu dieser Gattung, die im russischen Jura verbreitet ist. Ähnlich ist insbesondere die Typusart dieser Gattung, *Dorsoplanites panderi*. Von *D. panderi* unterscheidet sich *D. lumbricarius* durch ihre gröber berippten Innenwindungen. Noch gröber ist das von MIKHAILOV (1964, Taf. 6, Fig. 1) als „*Subplanites* aff. *sokolovi*" abgebildete Stück aus der Subcrassum-Zone des Unteren Volgiums der westsibirischen Plattform, das stratigraphisch noch etwas älter sein dürfte als *D. lumbricarius*.

Maße (Dimensionen in mm):

D	Wh	Wb	Nw	Zi/2	Za/2
122,5	36,5	30,3	59,0	16	45

4. Zum Vorkommen weiterer subborealer Faunenelemente

Das von ZEISS (1968, Taf. 26, Fig. 7) als „*Zaraiskites* cf. *zarajskensis* (A. MICHALSKI)" abgebildete Ammonitenfragment wurde im Grenzbereich Unterhausen-/Oberhausen-Subformation in der Kieselweißgrube von Kreut gefunden, so daß man das Stück wohl der Fauna des *palmatus*-Horizontes zurechnen darf. Ein Vergleich des Windungsfragments mit zahlreichen mehr oder weniger vollständigen Exemplaren von *Danubisphinctes* („*Isterites*") *palmatus* ergab, daß bei letzterer Art in einem mittleren Stadium exakt dieselben Rippeneinheiten vorkommen können. Weitere, teilweise vollständigere Fundstücke dieser Art von derselben Fundstelle (Paläont. Inst. Univ. Erlangen, Slg. Streim) bestätigen dies ebenfalls. Wie bereits von BARTHEL (1969) sowie von KUTEK & ZEISS (1975 bzw. 1994) vermutet worden war, kann dieses Stück somit nicht länger als Beleg der Gattung *Zaraiskites* interpretiert werden.

Gleichfalls nicht von subborealer Herkunft betrachten wir das von ZEISS (1968, Taf. 22, Fig. 4) als „*Ilowaiskya* aff. *pavida juvenilis* ILOVAISKY & FLORENSKY" abgebildete Windungsfragment aus den „Oberen Rennertshofener Schichten" von Ellenbrunn. Der Vergleich mit umfangreichem Material von *Sublithacoceras penicillatum* (SCHNEID) aus der Aufsammlung von K.W. Barthel gestattet eine unproblematische Zuordnung zu der letzteren Art. Das nicht abgebildete, als „*Ilowaiskya* cf. *pseudoscythica* ILOVAISKY & FLORENSKY" bestimmte Fragment (ZEISS 1968: 117) besitzt hingegen relativ grobe, starre Rippen mit polygyraten Einheiten und gehört deswegen zur Gattung *Danubisphinctes*. Für Korrelationszwecke mit subborealen Juragebieten sind die genannten Fundstücke deswegen nicht geeignet.

5. Beziehungen zum Jura der Russischen Plattform

Während in der basalen Neuburg-Formation Ammonitenfaunen mit submediterranem Charakter vorliegen, zu denen sich als Seltenheiten auch rein tethyale Faunenelemente hinzugesellen (z. B. *Calliphylloceras*, *Virgatosimoceras rothpletzi*, vgl. BARTHEL & GEYSSANT 1973; GEYSSANT & ZEISS 1978), vollzieht sich in den jüngeren Abschnitten ein allmählicher Wandel, indem die Ammonitenfauna stark an Arten verarmt. Neben den Perisphinctiden findet man nur noch als größte Seltenheit glattschalige, kaum näher bestimmbare Haploceraten.

Die Abnahme der Diversität wird allerdings durch eine hohe Variabilität der Perisphinctiden verschleiert. Manche dieser Formen knüpfen an Formen an, die im zentralpolnischen Jura gefunden wurden („*Isterites*") und erlauben daher gewisse Korrelationen, die jedoch erst nach Analyse der Variabilitäten der aufeinanderfolgenden Chronospezies präzisiert werden können. *Sarmatisphinctes constrictor* und *Dorsoplanites lumbricarius* gehören zu einer Einwanderungswelle aus den Juragebieten der Russischen Plattform. Ihr gleichzeitiges Auftreten zusammen mit zahlreichen Tethys-Faunenelementen im *penicillatum*-Horizont weist auf eine sehr hohe Faunenaustauschrate zu dieser Zeit hin, die vermutlich durch einen Meeresspiegelhochstand begünstigt wurde.

Dorsoplanites lumbricarius stellt offenbar eine Vorläuferform von *D. panderi*, der Indexart der russischen Panderi-Zone des Mittleren Volgiums, dar. An der Basis der Panderi-Zone wird auf der russischen Plattform eine Schichtlücke vermutet (HANTZPERGUE et al. 1998a, b). Die etwas primitivere Form *D. lumbricarius* (SCHNEID) dürfte ein Alter aufweisen, das gerade in diese Schichtlücke zwischen Pseudoscythica- und Panderi-Zone fällt, was erklären würde, weswegen genau mit dieser Form übereinstimmende Stücke im russischen Jura noch nicht gefunden wurden, obwohl die Art eigentlich in diesem Juragebiet beheimatet gewesen sein mußte.

6. Dank

Wir danken in erster Linie Herrn Dr. G. SCHAIRER (München) für seine Aufmunterungen zur Beschäftigung mit den Neuburger Ammonitenfaunen und die Möglichkeit der Ausleihe der bearbeiteten Stücke. Wertvolle Anregungen und Hinweise erhielten wir von Dr. V. V. MITTA (VNIGNI, Moskau) und von Prof. Dr. A. ZEISS (Paläont. Inst. Univ. Erlangen-Nürnberg). Letzterer ermöglichte freundlicherweise auch die Einsicht in Sammlungsmaterial des Paläontologischen Instituts der Universität Erlangen.

7. Schriftenverzeichnis

BARTHEL, K. W. (1962): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., **105**: 1–30, 4 Abb., 4 Taf.; München.

BARTHEL, K. W. (1964): Die Verteilung der Cephalopoden in den Neuburger Bankkalken, ihr Vergleich mit der Ammonitenfauna von St. Concors und kurze Bemerkungen zum Zonenbegriff. – Coll. Jurass. Luxembourgh 1962, Comptes Rend. Mém. Inst. Grd. Duch., Sci. nat., phys. math., 513–514; Luxembourgh.

BARTHEL, K. W. (1969): Die obertithonische, regressive Flachwasser-Phase der Neuburger Folge in Bayern. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., **142**: 1–174, 14 Taf., 39 Abb.; München.

BARTHEL, K. W. & GEYSSANT, J. R. (1973): Additional Tethydian ammonites from the lower Neuburg formation (Middle Tithonian, Bavaria). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1973**: 18–36, 5 Abb.; Stuttgart.

CARACUEL, J., OLÓRIZ, F. & SARTI, C. (1998): Updated biostratigraphy of the Kimmeridgian and Lower Tithonian at Lavarone (Trento Plateau, Italy). Correlation for epi-oceanic Western Tethys. – Geologica et Palaeontologica, **32**: 235–251, 2 Taf., 4 Abb., 1 Tab.; Marburg.

CECCA, F. & ENAY, R. (1991): Les ammonites des Zones à *Semiforme* at à *Fallauxi* du Tithonique de l´Ardèche (Sud-est de la France): stratigraphie, paléontologie, paléobiogéographie. – Palaeontographica, A, **219**: 1–87 , 24 Abb., 10 Taf., 1 Tab.; Stuttgart.

DONZE, P. & ENAY, R.(1961): Les Céphalopodes du Tithonique inférieur de la Croix-de-Saint-Concors (Savoie). – Trav. Lab. Géol. Lyon, N. S., **7**, 236 S., 22 Taf.; Lyon.

ENAY, R. & GEYSSANT, J. R. (1975): Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). – Mém. B. R. G. M., **86**: 39–55, 4 Abb.; Paris.

Geyssant, J. R. & Zeiss, A. (1978): Une nouvelle forme de *Virgatosimoceras* (Ammonitina, Simoceratinae) dans le Tithonique de Neuburg (Donau), en Bavière (Formation de Neuburg Inférieur). – Geobios, **11**: 175–187, 3 Abb., 2 Taf.; Lyon.

Hantzpergue, P., Baudin, F., Mitta, V., Olferiev, A. & Zakharov, V. A. (1998): Le Jurassique supérieur du bassin de la Volga: biostratigaphie des faunes d'ammonites et corrélations avec les zonations standards européennes. – C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. de la terre et des planètes, **326**: 633–640, 1 Abb., 1 Tab.; Paris. – [1998a]

Hantzpergue, P., Baudin, F., Mitta, V., Olferiev, A. & Zakharov, V. A. (1998): The Upper Jurassic of the Volga Basin: ammonite biostratigraphy and occurrence of organic-carbon rich facies. Correlations between Boreal-Subboreal and Submediterranean Provinces. – *In*: Crasquin-Soleau, S. & Barrier, E. (Hrsg.): Epicratonic basins of Peri-Tethyan Platforms. – Peri-Tethys Mémoir 4, Mém. Mus. Nat. hist. Nat, **179**: 9–33, 8 Abb.; Paris. – [1998b]

Ilovaisky, D. I. & Florensky, K. P. (1941): Les ammonites du Jura supérieur des bassins des rivières Oural et Ilek.– Contr. conn. Géol. URSS, N. S., **1/5**: 1–195, 28 Taf., 22 Abb.; Moscou. – [In Russisch]

Kutek, J, & Zeiss, A. (1974): Tithonian-Volgian ammonites from Brzostówka near Tomaszów Mazowiecki, Central Poland. – Acta geol. Polonica, **24**: 502–542, 3 Abb., 32 Taf.; Warszawa.

Jeletzky, J. A. (1989): Age of Neuburg Formation (Bavaria, Federal Republic of Germany) and its correlation with the Subboreal Volgian and Mediterranean Tithonian. – Newsl. Stratigr., **20**: 149–169, 2 Abb.; Berlin & Stuttgart.

Kutek, J, & Zeiss, A. (1997): The highest Kimmeridgian and Lower Volgian in Central Poland; their ammonites and biostratigraphy. – Acta geol. Polonica, **47**: 107–198, 42 Taf., 7 Abb.; Warszawa.

Mikhailov, N. P. (1966): Boreal Jurassic ammonites (Dorsoplanitinae) and zonal subdivision of the Volgian stage.– Transactions NAUKA, **151**: 1–116, 22 Taf., 41Abb.; Moskwa.

Mikhailov, N. P. (1964): Boreal late Jurassic (Lower Volga) Ammonites (Vigatosphinctinae). – Transactions NAUKA, **107**: 1–88, 20 Taf., 28 Abb.; Moskwa. [Russisch]

Olóriz, F., Villaseñor, A. B., Gonzales-Arreola, C. & Westermann, G. E. G. (1999): Ammonite biostratigraphy and correlations in the Upper Jurassic – Lowermost Cretaceous Caja Formation of North-Central Mexico (Sierra de Catorce, San Luis Potosí. – *In*: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F. J. (Hrsg.): Advancing research on living and fossil cephalopods. S. 463–492, 13 Abb.; New York, Boston, Dordrecht, London & Moscow (Kluver Academic & Plenum Publishers).

Oppel, A. (1862): III. Über jurassische Cephalopoden. – Palaeontologische Mitteilungen, **1**: 127–262, 35 Taf.; Stuttgart.

Schlosser, M. (1882): Die Fauna des Kelheimer Diceras-Kalkes. – Palaeontographica, **28**: 47–109, 6 Taf.; Kassel.

Schneid, T. (1915): Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. d. Donau. – Geol. Paläont. Abh., N. F., **13/5**: 303–416, 13 Taf., 1 Abb.; Jena.

Schneid, T. (1915–1916): Geologie der fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. – Geognost. Jh., **27** (1914): 59–172, 9 Taf., **28** (1915): 1–61, 1 Abb.; München.

Zeiss, A. (1960): Ein Ammonitenfund aus dem obersten Malm der Frankenalb von Hainberg nordwestlich Neuburg/Donau. – Geol. Bl. NO-Bayern, **10**: 47–48, 1 Abb.; Erlangen.

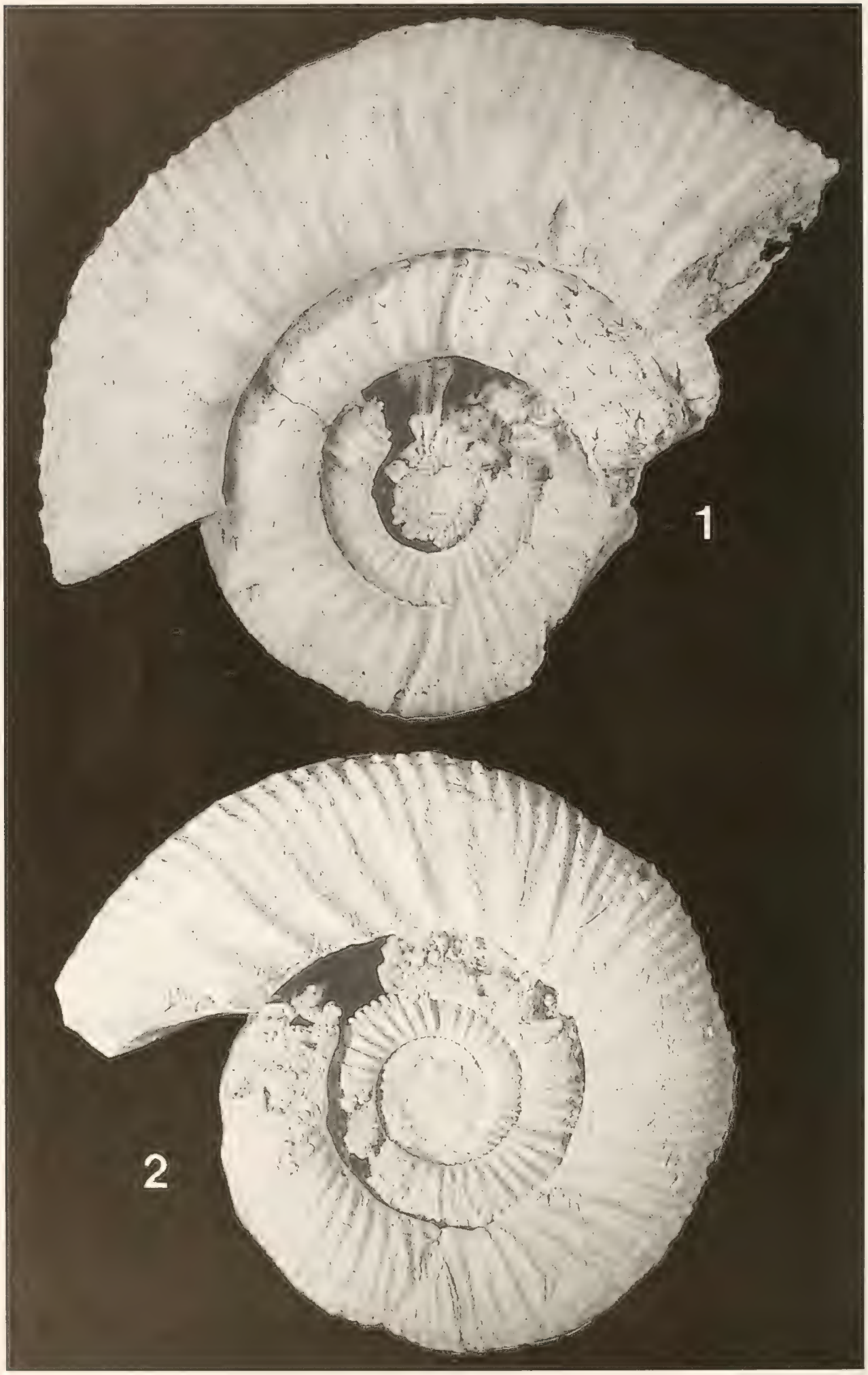
Zeiss, A. (1968): Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., **132**: 1–190, 17 Abb., 27 Taf., 6 Tab.; München.

Zeiss, A. & Bachmayer, F. (1989): Zum Alter der Ernstbrunner Kalke (Tithon; Niederösterreich). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, A, **90**: 103–109, 1 Abb.; Wien.

Tafel 1

Fig. 1. *Sarmatisphinctes constrictor* (SCHNEID), Holotypus. (Untere) Neuburger Bankkalke, Unter-Tithonium, Ciliata-Zone, *penicillatum*-Horizont; Unterhausen, Bank 22 im Profil von BARTHEL 1962, BSPM Inv.-Nr. 1913 IX 507 – × 0,5.

Fig. 2. *Dorsoplanites lumbricarius* (SCHNEID), Holotypus. (Untere) Neuburger Bankkalke, Unter-Tithonium, Ciliata-Zone, *penicillatum*-Horizont; Unterhausen, Bank 18 im Profil von BARTHEL 1962, BSPM Inv.-Nr. 1913 IX 508 – × 1.


1
2

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	13–19	München, 15. 12. 1999

Ein erster Fund von *Hybonoticeras* im Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Südliche Frankenalb, Bayern)

Von Heinz Haberl, Gerhard Schairer, Günter Schweigert & Arnold Zeiss*)

Mit 2 Abbildungen und 1 Tafel

Kurzfassung

Der Fund eines Windungsbruchstückes von *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* Vígh und einiger Exemplare von *Lithacoceras* aus der Gruppe um *Lithacoceras ulmense* (Oppel) im Dolomit von Großmehring lassen vermuten, daß die Ablagerungen in das obere Oberkimmeridgium bis unterste Untertithonium einzustufen sind.

Abstract

A specimen of *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* Vígh and some specimens of *Lithacoceras* ex gr. *Lithacoceras ulmense* (Oppel) found in the quarry Steinberg, 1, 5 km NE of Großmehring (9 km E of Ingolstadt, Southern Franconian Alb, Bavaria, Germany) lead to the assumption that the dolomite of Großmehring is of uppermost Kimmeridgian to lowermost Tithonian age.

Einleitung

Die Fauna des Großmehringer Dolomits, erschlossen durch den Steinbruch am Steinberg, 1,5 km NE Großmehring (9 km E Ingolstadt), wurde erstmals von Schnittmann (1959/60: 37–38) ausführlicher dargestellt. Er bestimmte zahlreiche Arten von Gastropoden und Bivalven sowie einige Brachiopoden-Arten. Andere Fossilien waren sehr selten. Yamani & Schairer (1975) haben die Bivalvenfauna (ohne Diceratidae) überarbeitet und in einer Liste zusammengestellt. Ammoniten wurden erstmals von Schairer & Yamani (1973) beschrieben. Aufgrund der Funde stellten sie das Vorkommen in das Untertithonium („Malm Zeta 3/Malm Zeta 4").

Patzelt (1963) erfaßte die Vorkommen des Oberen Juras auf den topographischen Karten von Kösching und Vohburg/Donau, darunter den Dolomitbruch am Steinberg bei Großmehring (Topographische Karte Blatt 7235 Vohburg), den er in den „Malm ε + ζ" einstufte. Meyer (1977) vermutete, daß der größte Teil der Dolomite in den „Malm Zeta 3" zu stellen sei,

*) H. Haberl, Sperberstraße 2, D-85051 Ingolstadt; Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart; Prof. Dr. A. Zeiss, Institut für Paläontologie, Loewenichstraße 28, D-91054 Erlangen.

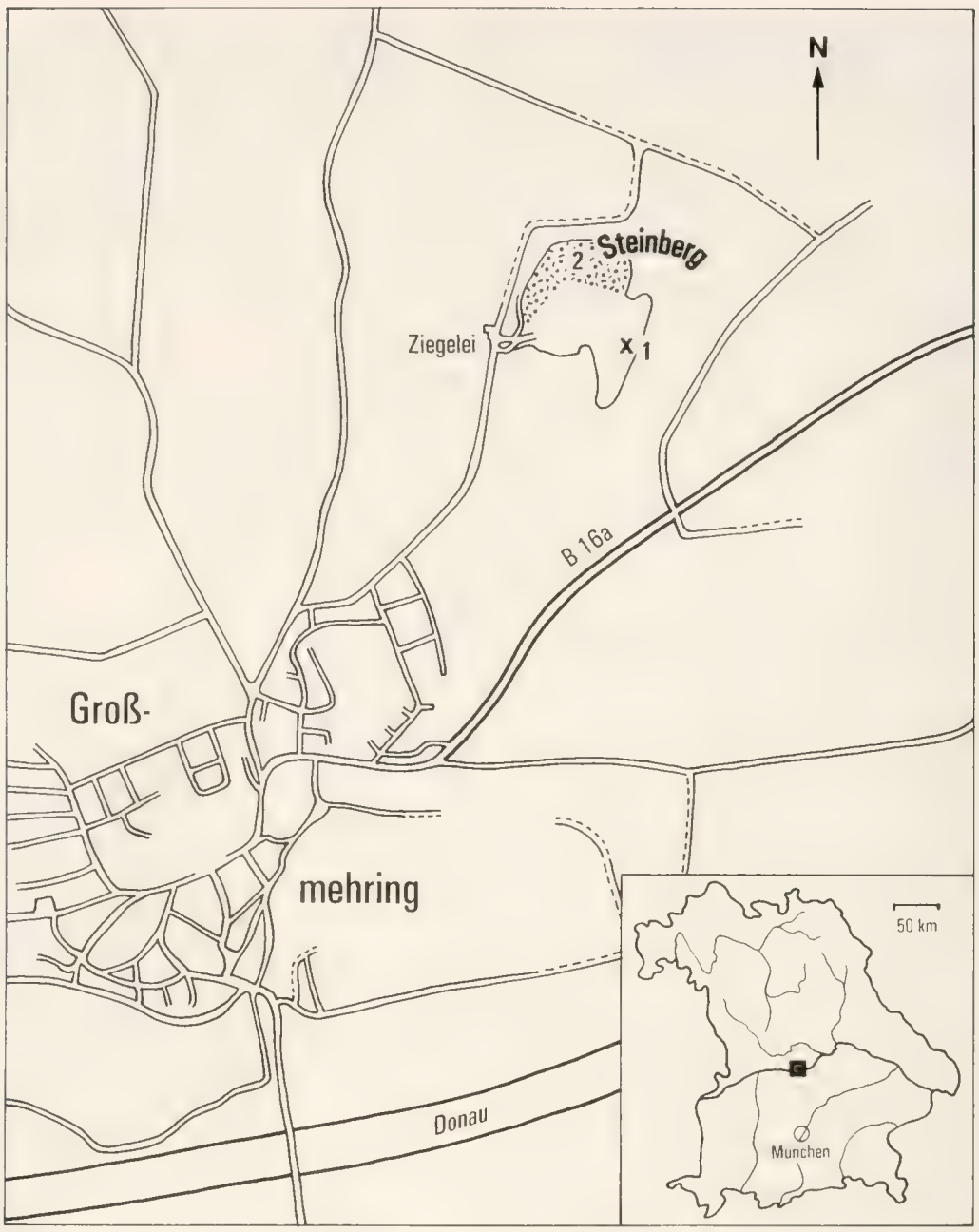


Abb. 1: Lageskizze des Steinbruchs am Steinberg b. Großmehring. 1: Fundpunkt von *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* VÍGH; 2: Bereits verfüllter Teil des Steinbruchs (Angaben von H. HABERL 1999).

es aber auch gewisse Hinweise auf „Malm Zeta 4" gäbe. Diese Annahmen zur stratigraphischen Einstufung beruhen auf der Arbeit von SCHAIRER & YAMANI (1973).

Ammonitenfunde aus dem Steinbruch am Steinberg gehörten bis 1988 zu den großen Seltenheiten. Dies änderte sich, als die Firma Rathei, Biesenhardt, ab 1988 den Bruch nach Osten und Süden zu erweitern begann. Hier fanden sich nun relativ häufig Ammoniten, meist zwar kleine Exemplare, aber auch einige größere. Unter den größeren Stücken befinden sich auch solche, die in die Nähe von *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) zu stellen sind.

Am 13. 12. 1997 nun wurde von Herr HEINZ HABERL, Ingolstadt (einem der Autoren), das Windungsbruchstück eines *Hybonoticeras* im Sprengschutt am Fuß des mittleren Teils der Ostwand des Steinbruchs am Steinberg gefunden. Es war in einem Gesteinsblock von ca. 0,5 m Durchmesser enthalten. Der Sprengschutt dürfte nicht transportiert worden sein, so daß das Exemplar mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Wand stammt, vor der der Sprengschutt lag (Abb. 1, 2).

H. Haberl sammelt seit 1972 im Großmehringer Dolomitbruch am Steinberg. Die Sammlung von dort umfaßt derzeit ca. 900 katalogisierte Stücke. Wissenschaftlich interessante Stücke aus dieser Sammlung, wie das hier bearbeitete *Hybonoticeras*-Exemplar und zahlreiche andere Ammoniten, darunter mehrere große Exemplare von *Lithacoceras,* wurden und werden der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, überlassen.

In diesem Jahr wird nun nach Auskunft des Steinbruchunternehmers, Herrn Rathei, der Betrieb im Steinbruch Steinberg stillgelegt. Nach Verarbeitung des Restmaterials soll der Bruch mit Bauschutt verfüllt werden.

Das Exemplar von *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, unter der Inventar-Nr. 1999 I 16 aufbewahrt. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. Bergmeier, die Zeichenarbeiten von Herrn K. Dossow ausgeführt.

Beschreibung des Fundes

Hybonoticeras aff. *pseudohybonotum* Vígh, 1984
Taf. 1, Fig 1

aff. 1866 *Ammonites hybonotus* Opp. – Benecke: 187; Taf. 11, Fig. 1.
aff. 1984 *Hybonoticeras pseudohybonotum* nov. sp. – Vígh: 73 bzw.179; Taf. 2, Fig. 1 (S. 83).

Beschreibung. Das Stück besteht aus dem ca. 150 mm langen Rest einer äußeren Windung (diagonal gemessen; Außenumfang ca. 215 mm) und dem Rest der nächstinneren Windung (Länge diagonal ca. 50 mm), von dem eine Rippe, ein spitzer marginaler Knoten mit spiral verlängerter Basis sowie ein Teil des Abdrucks der Externseite zu sehen sind. Auf dem Abdruck sind auf den die externe Furche begleitenden Kielen relativ kräftige, längliche, etwas schräg zu den Kielen verlaufende Knötchen zu erkennen. Auf der Nabelwand der äußeren Windung sind Abdrücke einiger langer, spitzer Dornen erhalten.

Der äußere Umgangsteil liegt am hinteren Ende frei, das vordere, größere Stück ist nur einseitig vom umgebenden Gestein befreit. Der Windungsquerschnitt des hinteren Endes ist fast quadratisch (Höhe 42 mm, Breite 38 mm; Taf. 1, Fig. 1c) mit gegen die marginale Knotenreihe schwach konvergierenden Flanken und leicht gewölbter Externseite. Die Medianfurche insgesamt verflacht nach vorn, ebenso verblassen die sie begleitenden Kiele (Taf. 1, Fig. 1b). Auf diesen sind kräftige, rundliche bis diagonal länglich ausgezogene Knoten ausgebildet (Taf. 1, Fig. 1d), die in relativ weiten Abständen angeordnet sind.

Abb. 2: Ansicht der Ostwand des Steinbruchs am Steinberg. Fotos von H. Haberl, November 1998.

Auf der Flanke sind gerade, kräftige, stumpfe, rectiradiate bis leicht rursiradiate Rippen entwickelt, denen am Nabelrand und an der Externseite Knoten aufsitzen (Taf. 1, Fig. 1a). Von den umbilikalen Knoten sind nur zwei erhalten: der am Hinterende ist sehr kräftig und spiral ausgezogen, der am Vorderende ist weniger deutlich ausgebildet und erstreckt sich rippenparallel. Die marginalen Knoten sind auf dem hinteren Teil des Umgangs recht kräftig und spiral ausgezogen, die auf dem vorderen Teil schwächer mit rundlicher Basis. Fast nach jeder zweiten vom Nabelrand ausgehenden Hauptrippe ist eine Schaltrippe vorhanden, die bis Flankenmitte oder etwas nabelwärts davon reicht und einen marginalen Knoten trägt. Die Schaltrippen verlaufen etwas gegen die Hauptrippen geneigt, es ist jedoch nicht zu erkennen, ob sie mit den Hauptrippen zusammenhängen.

Bemerkungen. Der Holotypus zu *Hybonoticeras pseudohybonotum* Vígh, das Original zu *Ammonites hybonotum* Oppel in Benecke, unterscheidet sich von dem Großmehringer Stück durch seinen deutlich schlankeren Windungsquerschnitt, die gröbere Berippung und die feinere Beknotung der externen Kiele. Das Original zu Vígh ist etwas gröber berippt und scheint eine etwas größere Anzahl an Schaltrippen zu besitzen als das Exemplar von Großmehring. Leider werden keine Angaben zum Windungsquerschnitt gemacht, doch könnte man den erläuternden Text so interpretieren, daß der Windungsquerschnitt des Víghschen Originales mit dem des Beneckeschen übereinstimmt. Das Original zu Vígh ist nach freundlicher Auskunft von Herrn Dr. A. Gálacz, Budapest, in den Sammlungen der Ungarischen Geologischen Anstalt (MAFI) nicht mehr auffindbar.

Das Original zu Benecke (1866) wurde von Geyssant in De Wever et al. (1986: 160) zum Holotypus der neuen Unterart *Hybonoticeras hybonotum beneckei* Geyssant bestimmt. Diese Unterart ist somit ein jüngeres Synonym zu *H. pseudohybonotum*. Das Original zu Geyssant in De Wever et al. (1986: Taf. 1, Fig. 2, 3) scheint insgesamt schwächer berippt zu sein als das Großmehringer Stück, weist aber vor allem einen deutlich schlankeren Windungsquerschnitt auf, vergleichbar mit dem des Beneckeschen Originals.

Das Original zu *Hybonoticeras beckeri extraspinatum* Berckhemer & Hölder von Geyssant in De Wever et al. (1986: 158; Taf. 1, Fig. 1) hat ähnlich kräftige Knoten auf den externen Kielen wie das Großmehringer Stück. Auch der Windungsquerschnitt scheint übereinzustimmen, der fast so breit wie hoch ist. Über die Skulptur ist in der Beschreibung nur vermerkt, daß umbilikale und externe Knoten vorhanden sind, nichts aber über Rippen. Aufgrund des Windungsquerschnittes und der Beknotung der externen Kiele ist anzunehmen, daß das Geyssantsche Original nicht zu *Hybonoticeras extraspinatum* gehört, dessen Windungsquerschnitt schlanker ist und dessen externe Kiele feiner beknotet sind.

Bemerkungen zur Stratigraphie

Der Dolomit von Großmehring, der im Steinbruch am Steinberg erschlossen ist, wurde von Schairer & Yamani (1973) aufgrund von Ammonitenfunden [*Lithacoceras* aff. *ulmense* (Oppel), *Usseliceras* (*Usseliceras*) aff. *franconicum* Zeiss und cf. *Usseliceras* (*Subplanitoides*)] in das Untertithonium („Malm Zeta 3", Mörnsheimer Schichten und „Malm Zeta 4", Usseltal-Schichten) gestellt. Neue Ammonitenfunde an der diskutierten Lokalität und neuere Arbeiten (Schairer & Sylla, 1996; Schweigert, 1993 a + b, 1994, 1998; Schweigert et al., 1996; Schweigert & Zeiss,1999), die sich mit dem Oberkimmeridgium, meist ausgehend von der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg) befassen, machen es wahrscheinlich, daß der Großmehringer Dolomit älter ist. Bei den von Schairer & Yamani zu *Usseliceras* gestellten Perisphinctiden handelt es sich zumeist um Vertreter der Gattung *Lithacoceras*, von der nun

erneut verschiedene Formen gefunden wurden, darunter auch solche, die an *Lithacoceras ulmense* (Oppel) anzuschließen sind und die für Oberkimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone sprechen (vgl. Schweigert & Zeiss, 1999).

Auch der Fund eines *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* weist darauf hin, daß der Großmehringer Dolomit älter ist, als dies Schairer & Yamani (1973) annahmen. Vígh (1984: 179) gibt für *Hybonoticeras pseudohybonotum* untertithonisches Alter an. An *H. pseudohybonotum* anzuschließende Formen kommen in der Ardèche nach derzeitiger Kenntnis im basalen Untertithonium vor (s. a. Schweigert et al., 1996). Auch das von Geyssant in De Wever (1986: 158; Taf. 1, Fig 1) angeführte Exemplar zu *H. beckeri extraspinatum* mit seinem fast quadratischen Windungsquerschnitt soll aus dem untersten Untertithon, basale Hybonotum-Zone, stammen. Der Formenkreis um *Hybonoticeras pseudohybonotum* scheint somit im untersten Untertithonium aufzutreten.

Die neueren Ammonitenfunde wurden im Bereich der Ostwand des Steinbruchs am Steinberg gemacht. Eine Zuordnung zu bestimmten Wandhöhen war nicht möglich, da Fossilien nur aus dem Sprengschutt geborgen werden konnten. Es ließ sich so nicht feststellen, ob *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* zusammen mit den Formen von *Lithacoceras* aus der *ulmense*-Gruppe vorkam, darüber oder darunter. Betrachtet man die Ammonitenneufunde insgesamt, kann man derzeit sagen, daß ihr stratigraphischer Fundbereich vermutlich im Oberkimmeridgium (Ulmense-Subzone) bis untersten Untertithonium (basale Hybonotum-Zone) liegt (s. a. Schweigert, 1998: 32).

Schriftenverzeichnis

Benecke, E.W. (1866): Über Trias und Jura in den Südalpen. – Geogn.-paläont. Beitr., **1** (1): 204 S., 11 Taf., 6 Abb.; München.

De Wever, P.; Geyssant, J. R.; Azéma. J.; Devos, I.; Duée, G.; Manivit, H. & Vrielynck, B. (1986): La coupe de Santa Anna (zone de Sciacca, Sicile): Une synthèse biostratigraphique des apports des macro-, micro- et nannofossiles du Jurassique supérieur et Crétacé inférieur. – Revue de Micropaléontologie, **29** (3): 141–186, 13 Taf., 5 Abb., 10 Tab.; Paris.

Meyer, R. K. F. (1977): Stratigraphie und Fazies des Frankendolomits und der Massenkalke (Malm). 3. Teil: Südliche Frankenalb. – Erlanger geol. Abh., **104**: 40 S., 5 Taf., 10 Abb.; Erlangen.

Patzelt, W. J. (1963): Verbreitung, Gliederung und Lagerung des Malm auf den Kartenblättern Kösching und Vohburg (Südliche Frankenalb). – Erlanger geol. Abh., **50**: 12 S., 7 Abb., 1 geol. Spezialkarte 1:25 000; Erlangen.

Schairer, G. & Sylla, J. (1996): Zum Alter der Kalke von Saal a. d. Donau. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 73–80, 1 Taf., 2 Abb.; München.

Schairer, G. & Yamani, S.-A. (1973): Ammoniten aus dem Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Untertithon, Südliche Frankenalb, Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 19–29, Taf. 2, 2 Abb.; München.

Schnittmann, F. X. (1959/1960): Die Versteinerungen der Steinbrüche im Dolomit des südlichen Frankenjuras zwischen Ingolstadt und Neustadt. – Acta Albertina Ratisbonensia, **23** (1): 36–40; Regensburg.

Schweigert, G. (1993a): Subboreale Faunenelemente (Ammonoidea) im oberen Weißjura (Oberkimmeridgium) der Schwäbischen Alb. – Profil, **5**: 141–155, 8 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Schweigert, G. (1993b): Die Ammonitengattungen *Gravesia* Salfeld und *Tolvericeras* Hantzpergue und ihre Bedeutung für den Grenzbereich Oberkimmeridgium/Untertithonium im Schwäbischen Jura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **43** (1–3): 167–186, Taf. 16–18, 1 Abb.; Erlangen.

Schweigert, G. (1994): Über einige bemerkenswerte Ammoniten im Oberkimmeridgium der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **203**: 15 S., 2 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Schweigert, G. (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **267**: 61 S., 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Schweigert, G.; Krishna, J.; Pandey, B. & Pathak, D.B. (1996): A new approach to the correlation of the Upper Kimmeridgian Beckeri Zone across the Tethyan Sea. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **202** (3): 345–373, 6 Abb.; Stuttgart.

Schweigert, G. & Zeiss, A. (1999): *Lithacoceras ulmense* (Oppel) (Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **211** (1/2): 49–73, 6 Abb.; Stuttgart.

Vígh, G. (1984): Die biostratigraphische Auswertung einiger Ammoniten-Faunen aus dem Tithon des Bakonygebirges sowie aus dem Tithon-Berrias des Gerecsegebirges. – Ann. Inst. geol. publ. hungarici, **67**: 210 S., 14 Taf., 23 Abb., 7 Tab.; Budapest.

Yamani, S.-A. & Schairer, G. (1975): Bivalvia aus dem Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Untertithon, Südliche Frankenalb, Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **15**: 19–27, Taf. 3, 4 Abb.; München.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

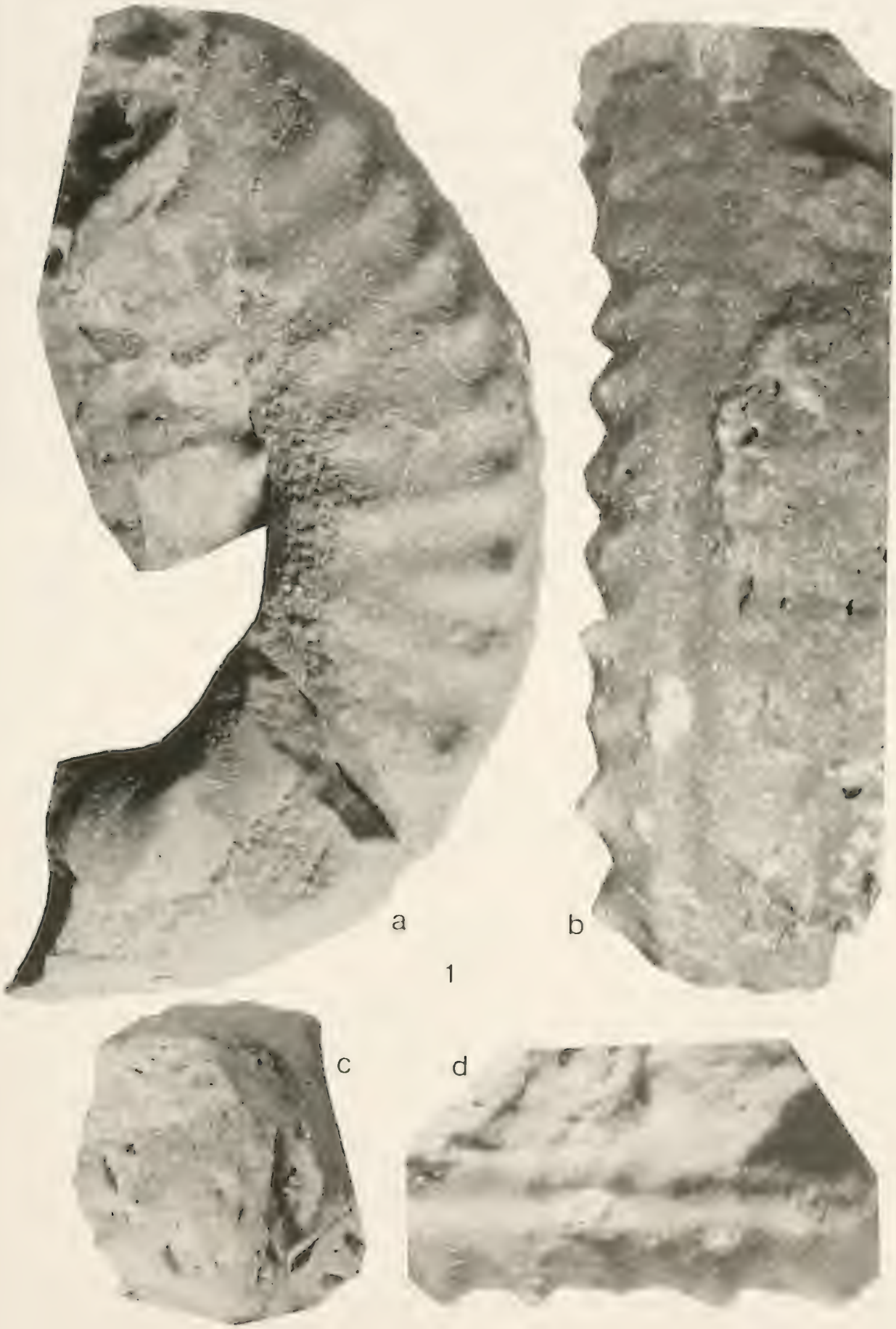
Fig 1: *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum* Vígh. 1999 I 16. x 1.

a: Seitenansicht.

b: Externansicht.

c: Windungsquerschnitt von hinten.

d: Ausschnitt aus der Externansicht.



HABERL, H. et al.: *Hybonoticeras* aff. *pseudohybonotum*

Tafel 1

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	21-32	München, 15. 12. 1999

Erster Nachweis von Untertithon in der Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität bei Bash Kalateh (Zentral-Koppeh Dagh, NE-Iran)

First record of Lower Tithonian in the Chaman Bid Formation at the type locality near Bash Kalateh (Central Koppeh Dagh, NE Iran)

Von Gerhard Schairer, Kazem Seyed-Emami, Mahmoud Reza Majidifard & Mohammad Mahammadi Monfared *)

Mit 5 Abbildungen und 2 Tafeln

Kurzfassung

Aus der Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität im Zentral-Koppeh Dagh werden zum ersten Mal Ammoniten des Untertithons (Fallauxi-Zone), darunter *Richterella richteri* (Oppel), beschrieben. Im Profil bei Bash Kalateh fanden sich außerdem Ammoniten des Callovs und des Oxfords.

Abstract

Among other Middle and Late Jurassic ammonites the Early Tithonian ammonite *Richterella richteri* (Oppel) is recorded for the first time from the type locality of the Chaman Bid Formation in Central Koppeh Dagh. Thus it is obvious that the Chaman Bid Formation at the type locality at least reaches up to the Early Tithonian (fallauxi zone).

Einleitung

Die hier beschriebenen Ammoniten wurden 1998 bei einer Begehung des Profils an der Typuslokalität der Chaman Bid-Formation im großen Tal nördlich des Dorfes Bash Kalateh (Kuh-e-Kurkhud, Zentral-Koppeh Dagh, NE-Iran) in verschiedenen Niveaus aufgesammelt. An der Typuslokalität besteht die Chaman Bid-Formation aus einer mächtigen Folge von dunklen Tonmergeln und dünn- bis mittelbankigen, grauen Kalken mit Grabgängen und lokal angereicherten Ammoniten. Die Sedimente folgen konkordant über den dunklen, feinklastischen Turbiditen der Bash Kalateh-Formation (Afshar-Harb, 1994). Die Obergrenze der Chaman Bid-Formation gegen die hellen, kliffbildenden Karbonate der Mozduran-Formation ist

*) Dr. G. Schairer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; Prof. Dr. K. Seyed-Emami, University of Tehran, Faculty of Engineering, P.O.Box 11365-4563, Tehran, Iran; Dipl.-Geol. M. R. Majidifard, Dipl.-Geol. M. Mohammadi Monfared, Geological Survey of Iran, P.O.Box 11365-5474, Tehran, Iran.

Abb. 1: Der Kuh-e-Kurkhud N Bash Kalateh. Im Vordergrund (mit Bäumen bestanden): Chaman Bid-Formation; die Steilwand im Hintergrund: Mozduran-Formation (Foto K. Seyed-Emami, 1998).

dagegen scharf (Abb. 1–3). Altersmäßig wurde die Chaman Bid-Formation bisher in das Bathon bis Oxford/Kimmeridge eingestuft (Kalantari, 1969; Afshar-Harb, 1994). Die vorliegenden Funde belegen jedoch, daß die Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität mindestens bis in das Untertithon (Fallauxi-Zone) reicht.

Im Nordiran dagegen finden sich im Mittleren und Oberen Jura zumeist graue Mergel und Kalke (Dalichai-Formation), die kontinuierlich in die hellen, kliffbildenden Karbonate der Lar-Formation übergehen. Im westlichen und zentralen Bereich des Alborz vertritt die Dalichai-Formation meist den Mittleren Jura und hat hier eine Mächtigkeit von ca. 100 m. Nach Osten zu steigen aber die Mächtigkeiten erheblich an, so daß NE von Semnan und nördlich von Jam Mächtigkeiten bis zu 500 m erreicht werden. Im NE-Iran, im Becken des Koppeh Dagh, erreichen die gleichen Schichten Mächtigkeiten von über 1 000 m und weisen z.T. eine andere lithologische Ausbildung auf. Aus diesem Grund wurden sie als eigene lithostratigraphische Einheiten ausgeschieden – die Chaman Bid- und Mozduran-Formation (Afshar-Harb, 1979, 1994).

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsvorhabens der Universität Tehran, des Geological Survey of Iran und des Universitätsinstituts und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München. Sie wurde unterstützt vom National Iranian Research Council. Die Fotoarbeiten wurden von Herrn G. Bergmeier, die Zeichenarbeiten von Herrn K. Dossow, München, ausgeführt. Das Material wird vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

Abkürzungen

Dm	Durchmesser in mm
Nw%	Nabelweite in % des Dm
Wh%	Windungshöhe in % des Dm
SR	Anzahl der Sekundärrippen auf 10 UR
UR	Anzahl der Umbilikalrippen auf 1 Umgang
UR/2	Anzahl der Umbilikalrippen auf $^1/_2$ Umgang

Beschreibung der Ammoniten

Haploceras (Haploceras) carachtheis (Zeuschner)
Taf. 1, Fig. 3

1986 *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (Zeuschner) – Enay & Cecca: Taf. 1, Fig. 3–4, 7, 10; Taf. 2, Fig. 1–2, 10-16, 18–19.

M a t e r i a l . 5 verdrückte und z.T. unvollständig erhaltene Steinkerne, kk9–kk13.

Merkmalswerte von *H. carachtheis*

	Dm	Nw%	Wh%
kk 9	52	21	45
kk10	44	21	53
kk11	30	17	47
kk12	32	25	47
kk13	23	26	46

B e m e r k u n g e n . Die Exemplare kk9 und kk13 weisen $^1/_2$ Umgang Wohnkammer auf, kk12 1/3 Umgang, kk10 und kk11 sind vollständig gekammert. Bei Exemplar kk9 sind auf der Wohnkammer extern des inneren Flankendrittels feine, deutlich rursiradiate Rippen zu erkennen, auf der Externseite unterschiedlich kräftige, meist feinere Querrippen. *H. (H.) carachtheis* reicht mit seinen verschiedenen Morphotypen vom Untertithon bis in das Berrias (vergl. Olóriz, 1978; Enay & Cecca, 1986).

Glochiceras sp.
Taf. 1, Fig. 2

M a t e r i a l . Ein verdrücktes, etwas unvollständig erhaltenes Exemplar, kk6.

B e m e r k u n g e n . Das Stück (Gesamtdurchmesser 27 mm) ist bis Dm 18 mm gekammert und erscheint völlig glatt. Aufgrund der Erhaltung ist es nicht möglich, das Exemplar näher zu bestimmen.

cf. *Hecticoceras* sp.
Taf. 1, Fig. 1

M a t e r i a l . 1 Abdruck eines Windungsbruchstückes, kk5.

B e m e r k u n g e n . Der mäßig weitnabelige Rest weist dichtstehende, kräftige, konkave und rursiradiate Rippen auf, die an der Externseite deutliche, rundliche Knoten tragen. Die Rippen entspringen paarweise am Nabelrand an schwachen Knötchen. Gewisse Ähnlichkeit zeigen manche zu *Hecticoceras* s. str. bzw. *Zieteniceras* gestellte Formen. Die Untergattungen kommen meist im Untercallov (Zeiss, 1959: 16) bzw. Unter- und Mittelcallov (Zeiss, 1959: 90) vor.

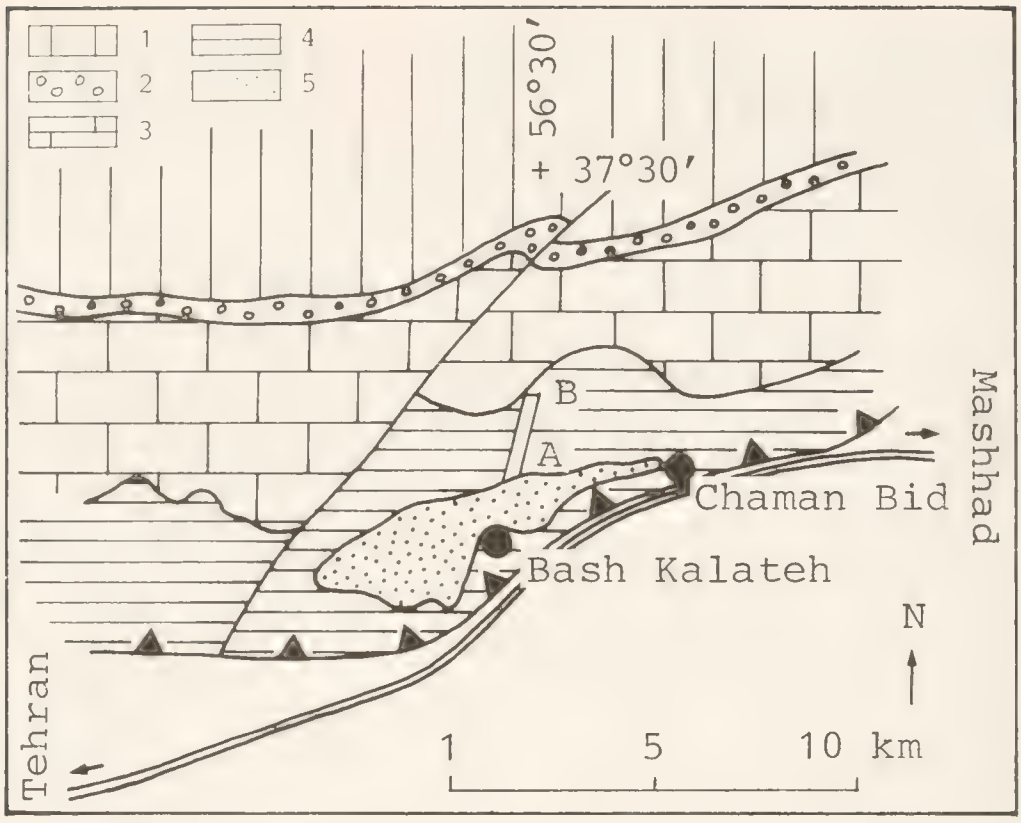


Abb. 2: Geologische Übersichtskarte der Gegend von Bash Kalateh. 1: Tirgan-Formation (Barreme – Apt); 2: Shurijeh-Formation (Neokom); 3: Mozduran-Formation (oberer Jura – untere Kreide); 4: Chaman Bid-Formation (mittlerer bis oberer Jura); 5: Bash Kalateh-Formation (oberes Bajoc – Bathon); A–B: Profil (s. Abb. 3). Nach: Geological Quadrangle Map of Iran Nr 13, Kuh-e-Kurkhud, 1 : 250 000.

cf. *Rehmannia* (*Loczyceras*) sp.
Taf. 1, Fig. 5

M a t e r i a l . 1 verdrücktes Windungsbruchstück, kk1.

B e m e r k u n g e n . Die Umbilikalrippen weisen am Spaltpunkt nur sehr schwache Knötchen auf. Die Rippeneinheiten sind biplikat mit 2–3 Schaltrippen. Das Erscheinungsbild ähnelt so *Rehmannia (Loczyceras) richei* (FLAMAND) in CARIOU (1984: Taf. 9, Fig. 4). Diese Art findet sich nach CARIOU (1984: 83) im Mittelcallov, Jason-Subzone, oberer Teil.

cf. *Reineckeia* (*Reineckeia*) sp.
Taf. 1, Fig. 4

M a t e r i a l . 2 verdrückte Bruchstücke, kk2 + kk3; 1 Abdruck eines Bruchstückes, kk4.

B e m e r k u n g e n . Exemplar kk2 besitzt auf den inneren Windungen kräftige Knoten, auf der äußeren Windung dagegen deutlich schwächere. Die Rippeneinheiten sind 3-spaltig, gelegentlich ist eine Schaltrippe vorhanden. Das Erscheinungsbild ähnelt *Reineckeiceras couffoni* BOURQUIN (1967/1968: Taf. 21, Fig. 3, 5, 6), das von CARIOU (1984: 242) als fraglich zum Mikrokonch von *Reineckeia* (*Reineckeia*) *anceps elmii* BOURQUIN gestellt wird. Diese Art kommt im Mittelcallov, Jason-Subzone vor (CARIOU, 1984: 242).

Anhand der Skulptur können die Exemplaren kk3 und kk4 ebenfalls zu *Reineckeia* (*Reineckeia*) gestellt werden.

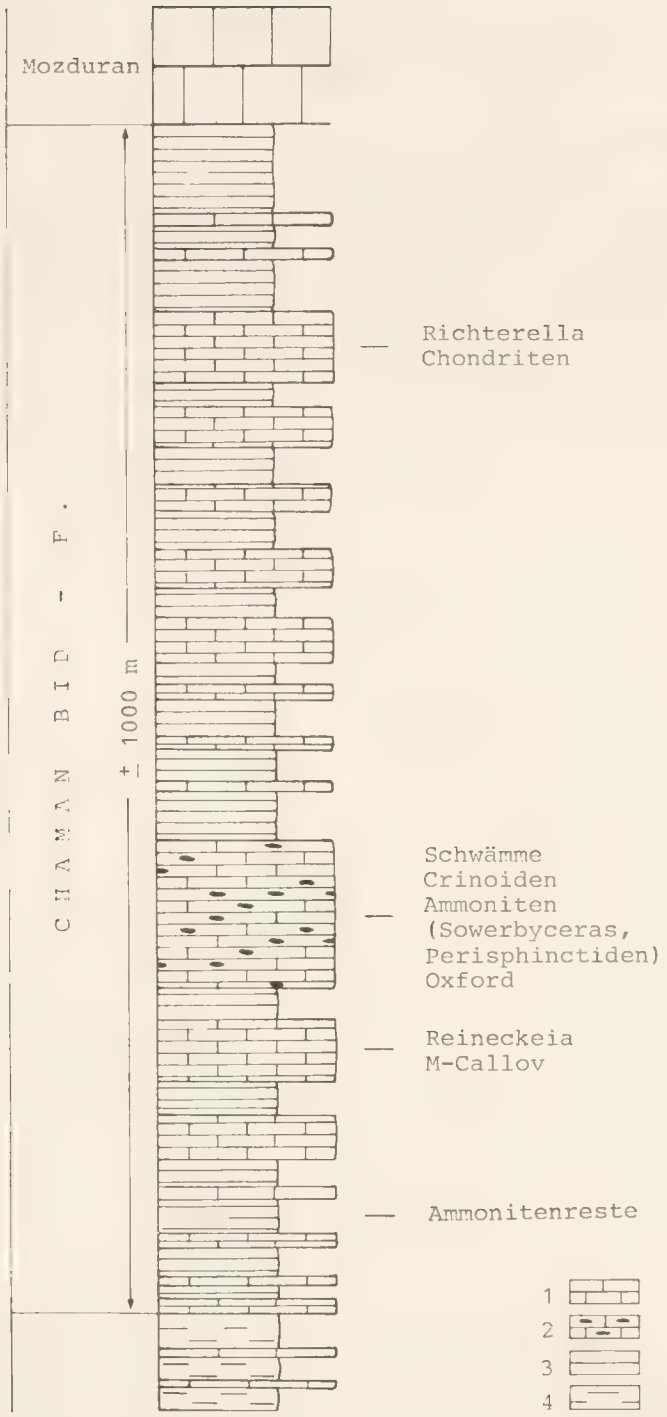


Abb. 3: Geologische Profilskizze der Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität N Bash Kalateh (s. Abb. 2). 1: Kalk; 2: Schwammkalk mit Hornsteinen; 3: Mergel; 4: feinkörnige Turbidite.

Subdiscosphinctes sp.
Taf. 1, Fig. 6

M a t e r i a l . Ein verdrücktes, unvollständig erhaltenes Exemplar, kk7.

B e m e r k u n g e n . Die Skulptur besteht aus dichtstehenden, relativ feinen, biplikaten Rippen, zwischen die einzelne ungespaltene eingeschaltet sind. Einschnürungen sind vorhanden. *Subdiscosphinctes* findet sich häufig im oberen Mitteloxford, Transversarium-Zone und reicht bis ins untere Oberoxford, Bifurcatus-Zone (CARIOU et al., 1997: 82 ff.).

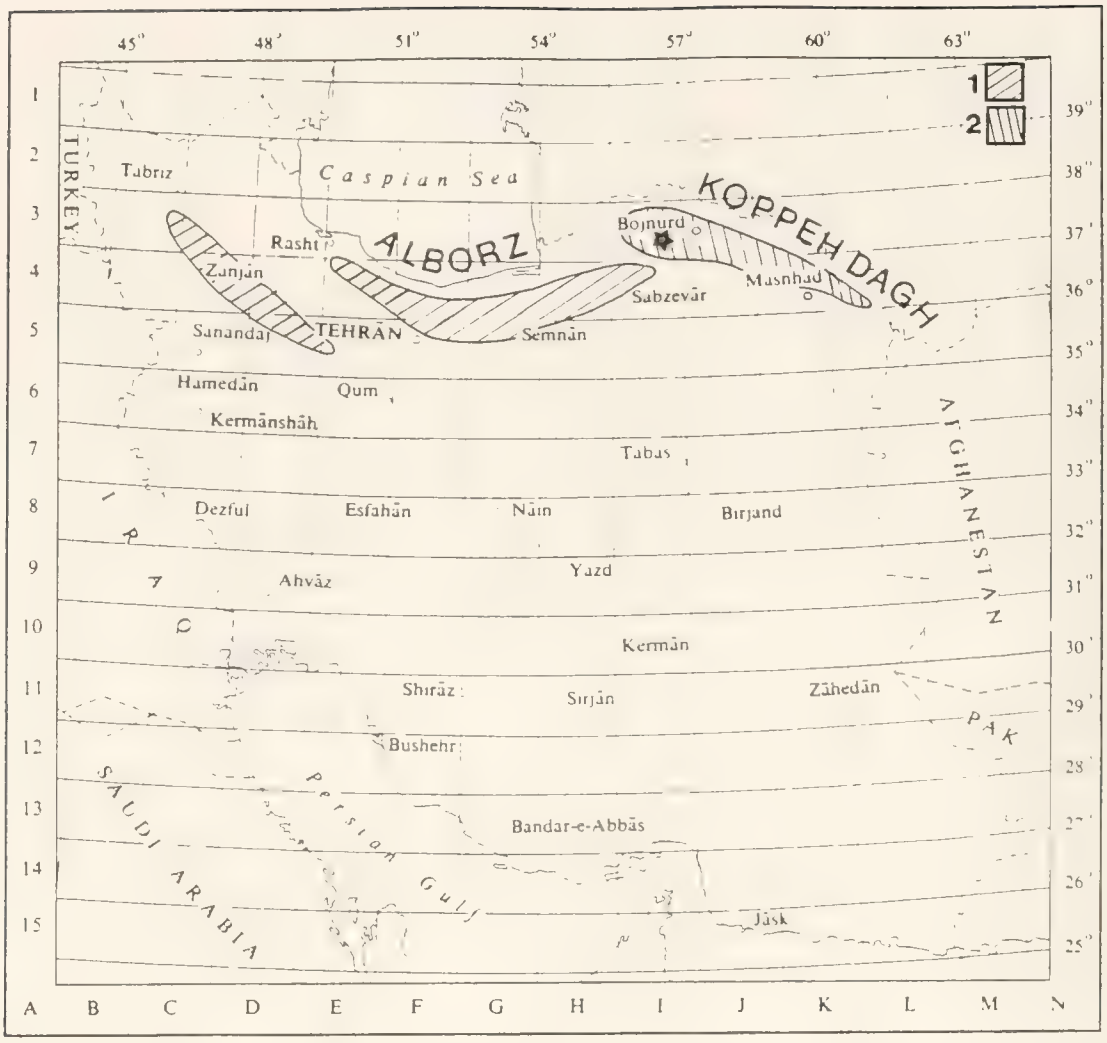


Abb. 4: Verbreitungsgebiet des Mittleren und Oberen Juras im Nordiran. 1: Dalichai- und Lar-Formation; 2: Chaman Bid- und Mozduran-Formation. * Typuslokalität der Chaman Bid-Formation N Bash Kalateh.

cf. *Dichotomosphinctes* sp.
Taf. 1, Fig. 7

M a t e r i a l . Ein verdrücktes Windungsbruchstück mit dem Rest der nächst inneren Windung, kk8.

B e m e r k u n g e n . Die Berippung besteht aus mäßig dicht stehenden biplikaten Rippen, zwischen die einzelne ungespaltene Rippen eingeschaltet sind. Die Rippen der nächst inneren Windung stehen etwas weiter auseinander, als die der äußeren Windung. *Dichotomosphinctes* ist im Mitteloxford, Tranversarium-Zone verbreitet (CARIOU et al., 1997: 82 f.).

cf. *Danubisphinctes* sp.
Taf. 1, Fig. 8

M a t e r i a l . Ein verdrücktes Windungsbruchstück, kk15.

B e m e r k u n g e n . Die Rippen sind biplikat mit relativ tiefliegendem Spaltpunkt und stehen mäßig weit auseinander. Ähnlichkeit in der Berippung zeigt „*Perisphinctes*“ *racemosus* SCHNEID (1915: Taf. 25 (9), Fig. 2) aus den Neuburger Bankkalken von Unterhausen (Mitteltithon bzw. höheres Untertithon). ZEISS (1968: 109) stellt die Art in die Nähe von *Danubisphinctes.*

Sublithacoceras sp.
Taf. 2, Fig. 1

M a t e r i a l . Ein verdrücktes Windungsbruchstück mit Innenwindungen, kk14.

B e m e r k u n g e n . Das Bruchstück der äußeren Windung ist dicht und fein berippt. Die Rippen sind meist biplikat, wenige ungespalten. Dazu kommen noch einige Rippen, die sich am Nabelrand oder etwas höher auf der Flanke spalten. Die Innenwindungen sind etwas gröber berippt als die Außenwindung, die Rippen biplikat. Bei dem von BOGDANOWITCH (1889: Taf. 4, Fig. 4) als „*Perisphinctes* aff. *Richteri* Opp." abgebildeten Windungsfragment könnte es sich ebenfalls um einen Rest von *Sublithacoceras* handeln. *Sublithacoceras* findet sich häufig im höheren Untertithon, Penicillatum/Rothpletzi-Zone (= Semiforme/Verruciferum-Zone + untere Fallauxi-Zone, Richteri-Subzone; GEYSSANT, 1997: 99).

Richterella richteri (OPPEL)
Taf. 2, Fig. 3–6

1889 *Perisphinctes Richteri* Opp. – BOGDANOWITCH: 175; Taf. 4, Fig. 1–-2.
1986 *Richterella richteri* (OPPEL), forme microconque – CECCA: Taf. 1, Fig. 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10–12.
1993 *Richterella richteri* (OPPEL, 1865) – SCHAIRER: 41; Taf. 3, Fig. 3.
1997 *Richterella richteri* (Opp.) – GEYSSANT: Taf. 25, Fig. 8.

M a t e r i a l . 13 Stücke: mehr oder weniger vollständige und verdrückte Steinkerne, Abdrücke bzw. Windungsfragmente, kk16-kk28.

Merkmalswerte von *R. richteri*

	Dm	Nw%	Wh%	UR	UR/2	SR
kk16	54	33	41	41	20	
	41	32	41	38	20	24
kk17	42	33	38	42	24	21
	32			36	18	20
kk18	35	31	40	22		20
kk28	33	36	34	39	22	21
	25			32	18	20

B e m e r k u n g e n . Die iranischen Exemplare passen gut in die für diese Art von CECCA (1986) dargestellte Variation. Ihre Hauptverbreitung hat *R. richteri* im höheren Untertithon, Fallauxi-Zone (OLÓRIZ, 1978; CECCA, 1986) und gilt als Leitfossil der Richteri-Subzone (GEYSSANT, 1997: 98).

Richterella cf. *richteri* (OPPEL) forma *praerichteri* (DONZE & ENAY)
Taf. 2, Fig. 2

cf. 1986 *Richterella richteri* (OPPEL), forme *praerichteri* macroconque – CECCA: Taf. 1, Fig. 3, 6; Abb. 4.

M a t e r i a l . Ein verdrücktes Windungsbruchstück, kk29.

B e m e r k u n g e n . Die Berippung ist etwas gröber als beim Holotypus (vgl. CECCA, 1986: Abb. 4). Die zeitliche Verbreitung entspricht der von *R. richteri.*

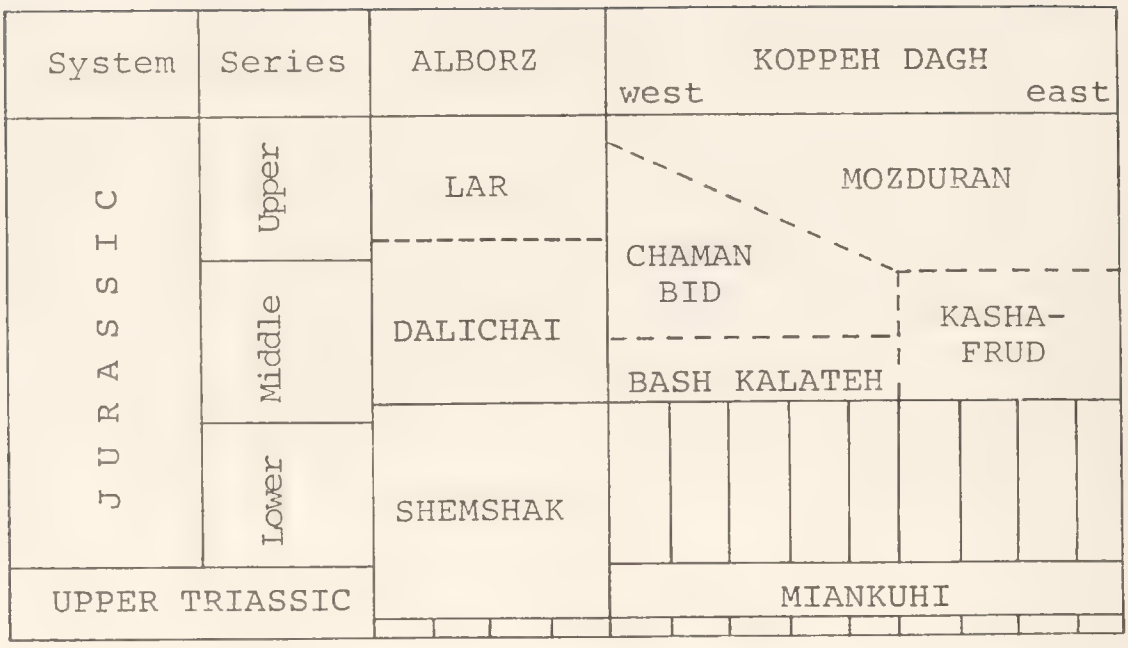


Abb. 5: Lithostratigraphische Einheiten des Juras im Nordiran.

Lamellaptychus sp.
Taf. 1, Fig. 9

M a t e r i a l . Ein fast vollständiges Exemplar, kk30.

B e m e r k u n g e n . Die etwas wellig verlaufenden Lamellen stehen verhältnismäßig dicht beieinander.

Punctaptychus sp.
Taf. 1, Fig. 10

M a t e r i a l . Ein unvollständig erhaltenes Exemplar, kk31.

B e m e r k u n g e n . Zwischen den leicht welligen und relativ weit auseinander liegenden Lamellen ist die typische Punktierung zu erkennen.

Bemerkungen zur Stratigraphie

Die Chaman Bid-Formation besteht aus einer mächtigen Folge von dunkelgrauen Mergeln und grauen, dünn- bis mittelgebankten, mikritischen Kalken und enthält stellenweise zahlreiche Ammoniten. Sie hat im iranischen Koppeh Dagh eine weite Verbreitung. Das Liegende bilden die klastisch-turbiditischen Sedimente der Bash Kalateh-Formation bzw. der Kashafrud-Formation, die in das obere Bajoc bis Bathon zu stellen sind. Im Hangenden treten die hellen, kliffbildenden Karbonate der Mozduran-Formation auf, die vom oberen Jura bis in die untere Kreide reichen kann (Abb. 4).

Stratigraphisch wird die Chaman Bid-Formation in das Bathon bis Kimmeridge eingestuft (Kalantari, 1996; Afshar-Harb, 1994). Die neuen Ammonitenfunde an der Typuslokalität belegen nun, daß sie hier mindestens bis in das Untertithon, Fallauxi-Zone, hinaufreicht. Von besonderem Interesse ist das Auftreten von *Richterella richteri* (Oppel) in relativ großer Häufigkeit. Diese Art ist aus dem Iran erstmals von Bogdanowitch (1889) beschrieben

worden und zwar aus grauen, dünnbankigen Kalken bei Robat-achk in der Aladagh-Kette, die sich östlich des Kuh-e-Kurkhud erstreckt. *R. richteri* ist eine typisch mediterrane Form und fast ausschließlich auf den Nordrand der Tethys beschränkt (Cecca, 1999).

An der Typuslokalität N Bash Kalateh, Zentral-Koppeh Dagh, werden für die Chaman Bid-Formation Mächtigkeiten von weit über 1 000 m angegeben (Afshar-Harb, 1994). Gegen Westen und Osten jedoch nimmt die Mächtigkeit deutlich ab. So wird im zentralen Koppeh Dagh ein Großteil des mittleren und des oberen Juras von der Chaman Bid-Formation eingenommen, während diese im SE-Koppeh Dagh weitgehend durch die Mozduran-Formation ersetzt wird (Afshar-Harb, 1992; Seyed-Emami et al., 1998) (Abb. 5). Der Ablagerungsraum der Chaman Bid-Formation reicht vom tieferen Schelf bis zum Kontinentalabhang (Lassemi, 1995), vielleicht auch noch tiefer.

Schriftenverzeichnis

Afshar-Harb, A. (1979): The stratigraphy, tectonics and petroleum geology of the Kopet Dagh region, northern Iran. – Unpl. Ph. D. Thesis Univ. London, 316 S., 40 Abb., 20 Tab., 4 geol. Karten (1 : 250.000), 1 tekt. Karte (1 : 500.000); London.

Afshar-Harb, A. (1982): Geological map of Sarakhs area, 1 . 250.000. – Ministry of Petroleum, National Iranian Oilcompany, Exploration, Production; Tehran.

Afshar-Harb, A. (1994): Geology of the Kopet-Dagh. – Treatise on the Geology of Iran, **11**: 275 S., 61 Abb.; Tehran (persisch).

Bogdanowitch, C. (1889): Notes sur la Géologie de l'Asie centrale. I. Description de quelques dépôts sédimentaires de la contrée Transcaspienne et d'une partie de la Perse septentrional. – 192 S., 8 Taf., 13 Abb.; S.-Petersburg (russ.).

Bourquin, J. (1967/1968): Les Reineckeidés. – Ann. Sci. Univ. Besançon, 3. Sér., Géol., Fasc. **4**: Atlas (1967): 16 S., 51 Taf.; Figures (1967): 6 S., 30 Taf.; Texte (1968): 169 S., 2 Abb.; Besançon.

Cariou, E. (1984): Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Tethys occidentale. Dimorphisme et évolution. Étude à partir des gisements du centre-ouest de la France. – Doc. Lab. Géol. Lyon, H.S., **8** (1+2): 599 S., 69 Taf., 244 Abb., 71 Tab.; Lyon.

Cariou, E.; Enay, R.; Atrops, F.; Hantzpergue, P.; Marchand, D. & Rioult, M. (1997): Oxfordien. – In: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (coord.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 79–86, Taf. 21–22, Tab. 9–10; Pau.

Cecca, F. (1986): Le genre *Richterella* Avram (Ammonitina, Périsphinctidés) dans le Tithonique inférieur de la bordure ardéchoise (sud-est de la France): Dimorphisme et variabilité. – Geobios, **19** (1): 33–44, 1 Taf., 4 Abb.; Lyon.

Enay, R. & Cecca, F. (1986): Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'ammonites téthysien *Haploceras* Zittel, 1868. – Commemorazione di Raffaele Piccinini, Atti i Convegno, Pergola 25-28 ottobre 1984: 37-53, 4 Taf., 7 Abb.; Pergola.

Geyssant, J. (1997): Tithonien. – In: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (coord.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém. **17**, 97–102, Taf. 25-26, Tab. 13; Pau.

Kalantari, A. (1969): Foraminifera from the Middle Jurassic – Cretaceous successions of Koppet-Dagh Region (N.E. Iran). – National Iranian Oil Company , geol. Laborat., **3**: 298 S., 26 Taf., 3 Tab.; Tehran.

Lassemi, Y. (1995): Platform carbonates of the Upper Jurassic Mozduran Formation in the Koppeh Dagh Basin, NE Iran: facies, paleoenvironment and sequences. –Sedimentary Geology, **99**: 151–164, 9 Abb.; Amsterdam.

Olóriz Sáez, F. (1978): Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el sector cetral de las Cordilleras Beticas (Zona Subbetica). Paleontologia. Bioestratigrafia. – Tesis doctorales Univ. Granada, **184**: I+II, 758 S., 57 Taf., 29+72 Abb.; Granada.

Schairer, G. (1993): Jura-Ammoniten aus dem „Wildflysch" des Oberndorfer Grabens (Haunsberg, Salzburg). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **33**: 31-50, 5 Taf., 5 Abb., 7 Tab.; München.

Schneid, T. (1915): Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. D. – Geol. palaeont. Abh., N.F., **13** (5): S. 305–416, Taf. 17–29; Jena.

Seyed-Emami, K.; Schairer, G. & Mohammadi-Monfared, M. (1998): Ammoniten aus dem Oberen Jura des Nordiran. – Mitt. Bayer. Staatssig. Paläont. hist. Geol., **38**: 97–110, 2 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; München.

Zeiss, A. (1959): Hecticoceratinae (Ammonoidea jurassica). – In: W. Quenstedt (ed.): Fossilium Catalogus. I: Animalia, Pars **96**: XII + 143 S.; 's-Gravenhage (Junk).

Zeiss, A. (1968): Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. – Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abh., N.F., **132**: 190 S., 27 Taf., 17 Abb., 6 Tab.; München.

Tafelerläuterungen

Alle Exemplare sind in natürlicher Größe abgebildet

Tafel 1

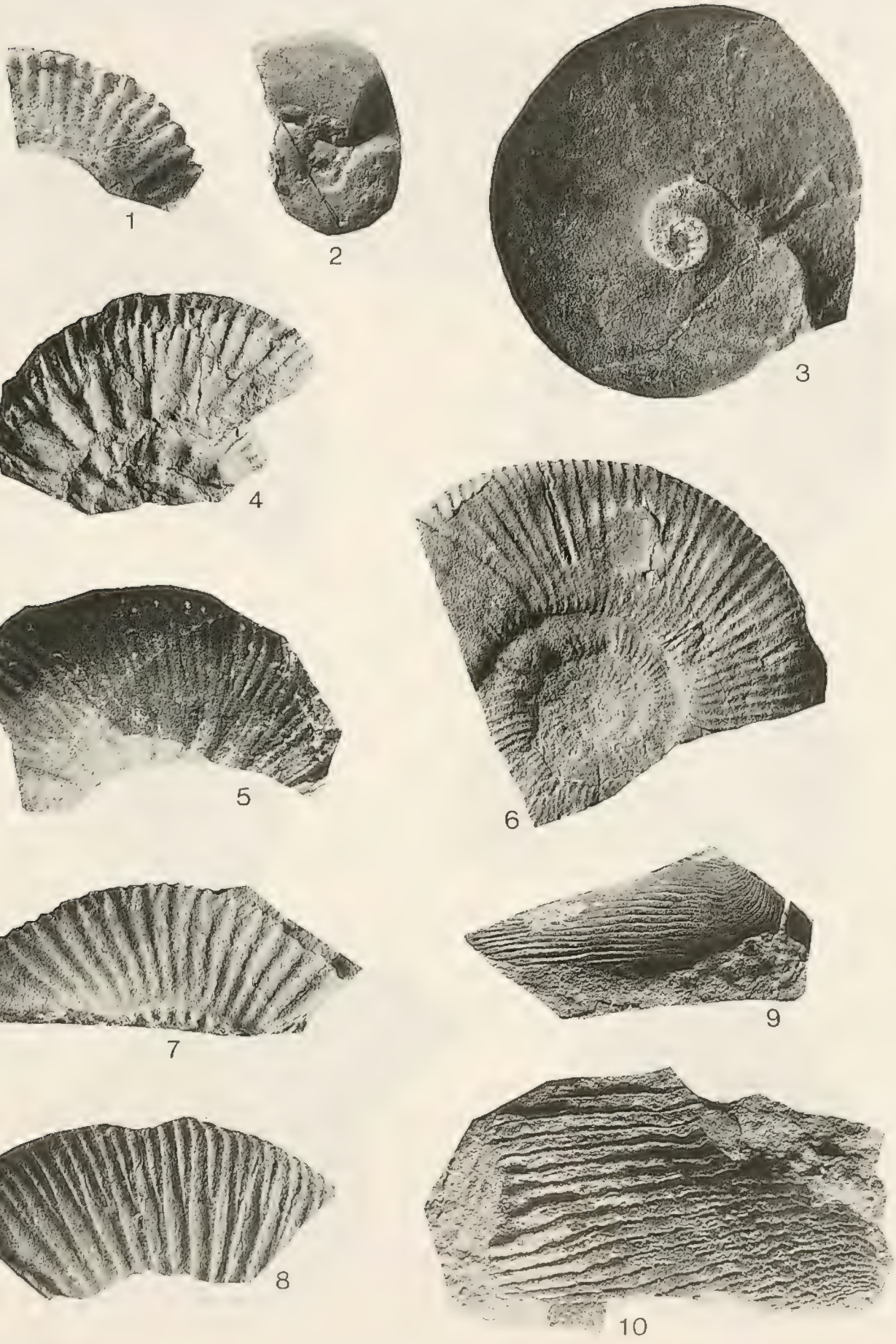
Fig. 1: cf. *Hecticoceras* sp. Callov. kk5.
Fig. 2: *Glochiceras* sp. Oxford. kk6.
Fig. 3: *Haploceras* (*Haploceras*) *carachtheis* (Zeuschner). Untertithon. kk9.
Fig. 4: cf. *Reineckeia* (*Reineckeia*) sp. Mittelcallov. kk2.
Fig. 5: cf. *Rehmannia* (*Loczyceras*) sp. Mittelcallov. kk1.
Fig. 6: *Subdiscosphinctes* sp. Mittel- bis Oberoxford. kk7.
Fig. 7: cf. *Dichotomosphinctes* sp. Mitteloxford. kk8.
Fig. 8: cf. *Danubisphinctes* sp. Untertithon. kk15.
Fig. 9: *Lamellaptychus* sp. Untertithon. kk30.
Fig. 10: *Punctaptychus* sp. Untertithon. kk31.

Tafel 2

Fig. 1: *Sublithacoceras* sp. Untertithon. kk14.

Fig. 2: *Richterella* cf. *richteri* (Oppel) forma *praerichteri* (Donze & Enay). Untertithon. kk29.

Fig. 3–6: *Richterella richteri* (Oppel). Untertithon.
3: kk20.
4: kk28.
5: kk17.
6: kk16.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

2
3
4
5
6

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	33–50	München, 15. 12. 1999

Süßwasser-Ostracoden aus den untermiozänen Oncophora-Schichten der Vorlandmolasse Niederbayerns

Von Wolfgang Witt*)

Mit 2 Tabellen und 2 Tafeln

Kurzfassung

Süßwasser-Ostracoden sind nur aus den oberen Oncophora-Schichten bekannt. Von sechs nachgewiesenen Arten werden vier beschrieben, darunter eine neue Spezies. Sie gestatten die oberen Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont bis Lakustrische Schichten, dem unteren Karpat zuzuordnen.

Die Ostracodenfaunen der Kirchberger Schichten *s. l.* der westlichen Vorlandmolasse und die der Oncophora-Schichten im Osten (beide oberes Ottnang – unteres Karpat) zeigen nur eine sehr geringe Übereinstimmung auf Grund der durchschnittlich höheren Salinitäten des Brackwassers im Osten und des beschränkten Faunenaustausches durch das die beiden Becken trennende Landshut-Neuöttinger Hoch.

Abstract

Freshwater ostracods are only found in the upper part of the Oncophora-Beds, outcropping in the eastern part of the South German Molasse Basin in Lower Bavaria. Of the six species encountered, four are described, among them one new. They indicate an early Karpatian age for the upper Oncophora-Beds.

The similarity of the ostracod fauna of the Kirchberg Formation *s. l.* of the western part of the South German Molasse Basin and the one of the Oncophora-Beds in the East (both Brackish Water Molasse, upper Ottnangian – lower Karpatian) is only marginal for two reasons. Firstly, the average salinities of the brackish waters in the East are higher and secondly the faunal exchange between the two sub-basins was limited by the intervening Landshut-Neuötting High.

Résumé

Les ostracodes d'eau douce ne sont connus que dans la partie supérieur des lits à Oncophora qui affleurent dans la partie Est du bassin molassique du Sud d'Allemagne. Ils indiquent un âge Karpatien inférieur pour la partie supérieur des lits à Oncophora.

Les ostracofaunes des lits à Oncophora (Ottnangien supérieur – Karpatien inférieur) diffèrent sensiblement des ostracofaunes de la Formation de Kirchberg (*s. l.*) de même âge que l'on trouve dans la partie Ouest du bassin pour deux raisons:

* Dipl.-Geol. Dr. Wolfgang Witt, Hangstraße 16, D-84079 Gündlkofen.

– La salinité moyenne des eaux saumâtres du bassin étaient plus élevée à Est qu'a l'Ouest.
– Les échanges de faunes entre les deux parties du bassin étaient restraints par l'existence d'une zone haute, le «Landshut-Neuötting Hoch».

1. Einleitung

Aufbauend auf der Bearbeitung der mittelmiozänen Ostracoden der Oberen Süßwassermolasse von Sandelzhausen (Witt 1998) werden untermiozäne Süßwasser-Ostracoden aus den Oncophora-Schichten der Vorlandmolasse Niederbayerns bearbeitet mit dem Ziel die Kenntnis der stratigraphischen Verbreitung dieser Mikrofossilien im Süddeutschen Molassebecken zu vertiefen.

Mein besonderer Dank gilt Prof. Dr. A. V. Altenbach, Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Überlassung ausgelesener Ostracoden, sowie die Inventarliste der Münchner mikropaläontologischen Sammlung, und Dr. T. Jellinek, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt a. M., für das Ausleihen von Belegmaterial (Zellen mit Ostracoden) zur Arbeit Reichenbacher (1993) und für seine Hilfe bei der allerdings bislang vergeblichen Suche nach Topotypmaterial zu den Arbeiten von Rzehak (1893) und Kheil (1973).

Weiterhin danke ich
– Dr. H. Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Belegmaterial zur Arbeit von Straub (1952) und zu seinen Arbeiten (Janz 1992, 1997) einsehen zu können und für wertvollen Gedankenaustausch.
– Frau Dr. N. Rückert-Ülkümen, Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Beschaffung türkischer Literatur und allfällige Übersetzungen.
– Prof. Dr. R. Leinfelder, Direktor des Universitäts-Instituts und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Erlaubnis die Instituts-Bibliothek zu benützen.
– Frau R. Liebreich vom oben genannten Institut für das Anfertigen der REM-Aufnahmen.
– Dr. M. Boeuf, London, für das Résumé.
– dem Moravské Muzeum, Brno, Tschechien für Literatur.

2. Gliederung der Oncophora-Schichten

Die Oncophora-Schichten Niederbayerns (Süßbrackwassermolasse) werden nach litho- und biofaziellen Gegebenheiten in folgende Faziesbereiche unterteilt (Wittmann 1957: Abb. 9; Schlickum & Strauch 1968: Tab. 1; Strauch 1973: 244; Schlickum 1974: 522; Reichenbacher 1993: 313; Schwerd et al. 1996: 177): Untere Oncophora-Schichten: Mehlsande, Schillhorizont, Glimmersande; Obere Oncophora-Schichten: Aussüßungshorizont, Schillsande, Unio-Sande und Lakustrische Schichten.

Von diesen Einheiten führen nur der Aussüßungshorizont und die Lakustrischen Schichten Süßwasser-Ostracoden (Reichenbacher 1993: 318, 320).

3. Material

Folgendes Material stand zur Verfügung:

Aus der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München (BSP):

Inventar-Nummer BSP 1956 IV 12 (leg. Dr. D. WITTMANN 1952): Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont, braunes Band, Oberbirnbach, Niederbayern (Topogr. Karte von Bayern 1:25 000, Blatt 7544, Birnbach). SCHLICKUM (1964: 54) beschreibt die Lokalität wie folgt: Alte Mergelgrube neben der ehemaligen Ziegelei, ca. 800 m NNW der Kirche von Oberbirnbach, im Wald, R 80 080, H 72 170, Höhe 445 m.

Dieser Horizont wird von NEUMAIER & WIESENEDER (1939: 208) zu den Süßwasserschichten gestellt und als „brauner Pflanzenhäcksel führender Ton mit *Unio*bruchstücken, *Ancylus depertitus* und *Helix*" beschrieben. WITTMANN (1957: 73) führt ein Vorkommen des Aussüßunghorizontes auf Blatt Birnbach an und es ist anzunehmen, daß es sich um diesen Horizont handelt. Nach REICHENBACHER (1993: 320) ist jedoch dieses Vorkommen nicht dem Aussüßungshorizont, sondern den Lakustrischen Schichten zuzuordnen.

Aus der Sammlung des Forschungsinstituts und Naturmuseums Senckenberg, Frankfurt a. M., Belegmaterial zu REICHENBACHER (1993: 318, 320):

Inventarnummern SMF Xe 17026-17030 (leg. Dr. B. REICHENBACHER): Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont, Türkenbach bei Mehlmäusl an der Bundesstraße Simbach-Mühldorf, Niederbayern, Fp. 59 (Topogr. Karte von Bayern 1 : 25 000, Blatt 7743, Marktl). STRAUCH (1973: 246) gibt für diese Lokalität Rechts- und Hochwerte an, R 67 100, H 45 710, Höhe 450–455 m und zeigt eine Lageskizze (Abb. 36).

REICHENBACHER (1993: 318) führt von dieser Fundstelle folgende Ostracoden an; in Klammern die Ergebnisse der vorliegenden Neubearbeitung: *Candonopsis* sp. (= *Herpetocypris* sp. A), *Eucypris* sp. (= *Eucypris hagni* n. sp.), *Ilyocypris* sp. (= *Ilyocypris* sp.) und *Herpetocypris* sp. (= *Herpetocypris ?* sp. B).

Inventarnummern SMF Xe 17035–17036 (leg. Prof. Dr. R. DEHM): Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band, Oberbirnbach, Niederbayern, Fp. 62.

Von dieser Fundstelle wurden die folgenden Ostracoden bestimmt (REICHENBACHER 1993: 320): *Eucypris* sp. (= *Eucypris hagni* n. sp.) und *Herpetocypris* sp. (= *Heterocypris cossmanni* (RZEHAK 1893)).

Das Belegmaterial mit der Abkürzung BSP wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, unter den Inventarnummern BSP 1952 IV 12, 25–29 aufbewahrt, das Material mit der Abkürzung SMF in der Sammlung des Forschungsinstituts und Naturmuseums Senckenberg, Frankfurt a. M., unter den Inventarnummern SMF Xe 17026–17030 und 17035–17036.

4. Systematik

Die Systematik ist weitgehend die von GRIFFITHS & EVANS (1995).

Abkürzungen:

G = Gehäuse L = Linke Klappe(n)
K = Klappe(n) R = Rechte Klappe(n)
l = Länge h = Höhe b = Breite

Klasse Ostracoda Latreille 1806
Unterklasse Podocopa G. W. Müller 1894

Ordnung Podocopida Sars 1866
Unterordnung Podocopina Sars 1866

Überfamilie Cypridoidea Baird 1845
Familie Cyprididae Baird 1845
Unterfamilie Eucypridinae Bronstein 1947

Gattung *Eucypris* Vávra 1891

Eucypris hagni n. sp.
Taf. 1, Fig. 1–10

v 1952 *Eucypris* n. sp. – Straub: 488; Taf. B, Fig. 45, Abb. 9.
v 1964 *Eucypris* sp. nov. Straub, 1952 – Kheil: 30; Abb. 5, 13.
v 1993 *Eucypris* sp. – Reichenbacher: 318, 320.
v 1998 *Eucypris* n. sp. Straub 1952 – Witt: 145; Taf. 2, Fig. 8–10.
v pars 1998 *Heterocypris* sp. A – Witt: 145; Taf. 3, Fig. 3–4; non Fig. 1–2.

Holotypus: 1 L, BSP 1956 IV 25.
Paratypen: 2 R, 3 L, 1 R juv., BSP 1956 IV 26-29 und ex SMF Xe 17036.
Locus typicus: Oberbirnbach, Niederbayern.
Stratum typicum: Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band.
Weiterer Paratyp: 1 G, Kirchberger Schichten *s. l.*, Horizont 8 (Silvana-Schichten), westlicher Illerhang ca. 2 km S Oberkirchberg (Reichenbacher 1989, Abb. 2), Probe 18–17 (Sammlung Dr. Reichenbacher).
Derivatio nominis: Zu Ehren von Prof. Dr. H. Hagn, dem Münchner Mikropaläontologen und Keramikforscher, meinem geschätzten Doktorvater.
Diagnose: Eine große Art der Gattung *Eucypris* mit Grübchenskulptur im unteren zentralen Klappenbereich, zum Vorder- und Hinterrand in Pusteln übergehend, vom zentralen Muskelfeld zum Dorsalrand hin Klappenoberfläche beinahe glatt, Ventralrand mit marginalen und submarginalen Porenkanälen, Marginalrippen am Vorder- und Hinterrand und an den Übergängen zum Ventralrand.
Material:
Oberbirnbach, Niederbayern; Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band; 6 R, 11 L; 8 R beschädigt, 18 L beschädigt, 1 L juv. (BSP 1956 IV 12, 25–29).
Oberbirnbach, Niederbayern; Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band (Fp. 62); 7 R, 6 L, 2 R juv., 1 L juv., 2 G juv. (SMF Xe 17035–17036).
Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern; Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont (Fp. 59, Probe 59/6); 3 R, 1 L, 1 G beschädigt (SMF Xe 17030).

Maße (mm):

		n	l	$\bar{x}$	h	$\bar{x}$	l/h	$\bar{x}$	b (n=1)
	R	6	1.69-1.95,	1.83,	0.95-1.13,	1.03,	1.73-1.82,	1.78;	0.45;
	L	13	1.78-2.03,	1.93,	1.05-1.20,	1.13,	1.66-1.77,	1.72,	0.48;
juv.	L	3	1.35-1.45,	1.41,	0.78-0.82,	0.81,	1.73-1.77,	1.75,	0.31.

Zum Vergleich Maßangaben (mm) aus der Literatur:

Autor	l	h	l/h
Straub (1952: 488; Taf. B, Fig. 45)	1.86,	1.04,	1.79;
Kheil (1964: 31; Abb. 5, Bruchstück)	>0.70;		
Witt (1998: Taf. 2, Fig. 8, Bruchstück)	1.85.		

Beschreibung: Der ausgezeichneten Beschreibung Straubs der R sind nur Angaben zum zentralen Narbenfeld hinzuzufügen, außerdem kann die Beschreibung der Klappenornamentation ergänzt werden (siehe unten).

Von der L lagen Straub nur Bruchstücke vor. Die folgende Beschreibung basiert auf dem niederbayerischen Material. Die größte Höhe der L liegt in der Mitte am vorderen Dorsalwinkel. Der Dorsalrand bis zum angedeuteten hinteren Dorsalwinkel verläuft gerade und fällt leicht nach hinten ab. Der obere Vorderrand ist gerade bis leicht konkav und geht etwa im oberen Drittel in eine schiefe Rundung über. Der obere Teil des Hinterrandes ist gerade, der restliche gleichmäßig gerundet. Der gerade Ventralrand wird in der Mitte von der überhängenden Seitenfläche gebildet und verläuft hier schwach konvex. Marginalrippen befinden sich an den gekrümmten Teilen von Vorder- und Hinterrand und an den Übergängen zum Ventralrand. Das Schloß ist adont.

Das zentrale Narbenfeld (Taf. 1, Fig. 3) beider Klappen besteht aus 4 großen Adduktoreindrücken, die sich oberhalb des hinteren mandibularen Muskeleindrucks befinden. Zwei Adduktoreindrücke liegen in der Mitte, einer darüber und einer darunter. Die Adduktoreindrücke sind länglich mit Ausnahme des hinteren von den beiden mittleren, der eher von rundlicher bis dreieckiger Form ist. Hinter den zwei mittleren liegt noch ein kleiner Muskeleindruck und an den unteren schließt sich hinten unten ein weiterer kleiner Muskeleindruck an. Die von Kheil (1964: Fig. 13) abgebildeten Muskeleindrücke sind identisch und können deshalb nur von dieser Art stammen, wie der Autor (:31) bereits vermutete.

Am Ventralrand befinden sich marginale und submarginale Porenkanäle, die besonders dicht im vorderen Teil angeordnet sind. Die submarginalen Porenkanäle zeigen eine erweiterte Öffnung.

Die Klappenornamentation, nach Straub (1952: 488) zahlreiche, mäßig große, seichte Grübchen, besteht eigentlich aus mäßig großen, flachen Pusteln, besonders deutlich nahe dem Vorder- und dem Hinterende (Taf. 1, Fig. 4). Oberhalb des zentralen Muskelfeldes sind die Klappen beinahe glatt, darunter sind die Pusteln von länglicher Gestalt und mit den Vertiefungen dazwischen erscheinen sie als Grübchenmuster.

Sexualdimorphismus konnte nicht nachgewiesen werden, da männliche Klappen mit Abdrücken der Hodenschläuche nicht beobachtet wurden. Hingegen sind die Abdrücke von Ovarien sicher in 4 Klappen (2 R, 2L) deutlich zu sehen, bei anderen sind diese Abdrücke nur undeutlich vorhanden.

Weitere Vorkommen: Silvana-Schichten der oberschwäbischen Vorlandmolasse (Straub 1952), unteres Karpat; Mydlovary-Schichtenfolge des Třeboň-Beckens, Südböhmen (Kheil 1964), Karpat bis unterstes Baden; Obere Süßwassermolasse von Sandelzhausen, Niederbayern (Witt 1998), unterstes Baden.

Beziehungen: Die schlanken Formen von *Heterocypris* sp. A Witt 1998 (Taf. 3, Fig. 3–4) konnten nun anhand des Materials aus den Oncophora-Schichten als Jugendstadien von *E. hagni* n. sp. identifiziert werden. Die Klappenornamentation dieser gut erhaltenen Exemplare, die im Gegensatz zu *Heterocypris*-Arten keine Höckerreihen am Vorder- und Hinterrand aufweisen, entspricht der der adulten Klappen und die äußerst schmale Innenlamelle zeigt ihre Larvennatur an. Die hohe Form mit angedeuteten Buckel und breiterer Innenlamelle ist als *Cyprinotus* sp. A (Witt 1998: 145; Taf. 3, Fig. 1–2) zu betrachten.

E. hagni n. sp. unterscheidet sich von der nun auch im Miozän Süddeutschlands nachgewiesenen *Eucypris dulcifons* Diebel & Pietrzeniuk 1969 (Janz 1997: 37, Taf. 8, Fig. 6–7; Reichenbacher 1989: Taf. 3, Fig. 6) durch die wesentlich größeren Abmessungen, die Lage der größten Höhe etwa in und nicht vor der Mitte und die geringere ventrale Einbuchtung.

Von dem von Straub (1952: Abb.9; Taf. B, Fig. 45) photographisch abgebildeten und gezeichneten Exemplar ist nur noch ein Bruchstück in der Tübinger Sammlung vorhanden. Deshalb wurde davon abgesehen, dieses Exemplar als Holotypus zu bestimmen.

Bemerkungen: Aus dem Mittel- und Obermiozän (oberes Baden – unteres Pont) der westlichen Türkei wurde bereits eine *Eucypris straubi* von Gökçen (1979) in die Literatur eingeführt. Die hier beschriebene Art konnte deshalb nicht nach ihrem Entdecker benannt werden. Der Auffassung der Autorin, *Eucypris* n. sp. Straub 1952 als synonym mit *Eucypris straubi* zu erachten, kann allerdings nicht zugestimmt werden. Nach Abmessungen und Umriß gehört diese Art in den Formenkreis von *Eucypris cribrosa* (Rzehak 1893) oder *Eucypris dulcifons* Diebel & Pietrzeniuk 1969.

Unterfamilie Herpetocypridinae Kaufmann 1900

Gattung *Herpetocypris* Brady & Norman 1889

Herpetocypris sp. A
Taf. 2, Fig. 6–9

? 1973 ? *Herpetocypris* sp. ind. – Kheil: 625; Taf. 2, Fig. 7.

Material:

Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern; Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont (Fp. 59, Probe 59/6); 8 R, 6 L, alle ± beschädigt (SMF Xe 17026, 17028–17029).

Maße (mm):

Zelle		n	l	h	l/h	b (n=1)
SMF Xe 17026	R	2	1.39–1.40,	0.63–0.64,	2.19–2.21,	0.30;
	R	1	1.44;	–	–	–
	L	2	1.37-1.42,	0.66,	2.08-2.15,	0.33;
	L	1	1.40;	–	–	–
	L	1	–	0.60;	–	–
SMF Xe 17028	R	1	–	0.56;	–	–
	L	1	1.20,	0.57,	2.11;	–
SMF Xe 17029	R	2	–	0.65-0.68.	–	–

Beschreibung: *Herpetocypris* sp. A ähnelt der Typusart *H. reptans* (Baird 1835), einer rezenten Form. Sie ist jedoch kleiner und weniger gestreckt als *H. reptans* und darüber hinaus besitzt sie nicht wie diese einen geraden Dorsalrand. Die länglich-ovalen Klappen zeigen einen flach gewölbten Dorsalrand, der ohne Unterbrechung in den breit gerundeten Vorderrand übergeht. Der Hinterrand ist enger gerundet und ist gegen den Dorsalrand durch eine stumpfe Ecke abgesetzt. Hier befindet sich auch die größte Höhe. Der Ventralrand ist kurz vor der Mitte leicht eâ gebuchtet. Die größte Breite befindet sich in der hinteren Klappenhälfte.

Wie bei *H. reptans* unterscheidet sich die R und die L im Bau der Innenlamelle, verursacht durch das ungewöhnlich weite Überstehen der L über die R am Vorder- und Hinterende und an deren Übergängen zum Ventralrand.

Bei der R ist die Verwachsungszone schmäler als bei der L. Innenrand und Verwachsungslinie fallen nicht zusammen. Am Vorderende der R entfernt sich der Innenrand weit von der

Verwachsungslinie und bildet ein großes Vestibulum. Charakteristisch ist der Verlauf des Saums am Hinterende der R, der vom Hinterrand nach innen gerückt ist und senkrecht emporsteht. Dieses Merkmal ist bei der rezenten *H. reptans* wesentlich schwächer entwickelt.

Ventral nimmt die Anzahl der geraden, randständigen Porenkanäle zu den Seitenrändern hin zu. Weitere Details der Innenlamelle konnten wegen der fragmentären Erhaltung nicht erkannt werden.

Auf der Klappenoberfläche befinden sich zwischen den flächenständigen Porenkanälen zahlreiche kleine 'punctae', die nach VAN MORKHOVEN (1963: 53) typisch für Angehörige der Herpetocyprini sind.

Das zentrale Narbenfeld (Taf. 2, Fig. 9) entspricht dem der Gattung.

Sexualdimorphismus: Da einige Klappen die Abdrücke der Ovarien zeigen und keine Unterschiede im Klappenumriß beobachtet wurden, wird angenommen, daß nur weibliche Klappen vorliegen.

Beziehungen: ? *Herpetocypris* sp. ind. KHEIL 1973 (:625; Taf. 2, Fig. 7) aus dem obersten Ottnang - unteren Karpat Mährens könnte nach Größe, zentralem Narbenfeld und ventraler Randzone der vorliegenden Art entsprechen.

Bemerkung: Wegen der mangelhaften Erhaltung der vorliegenden Klappen wird von einer Benennung dieser Art abgesehen.

Herpetocypris ? sp. B
Taf. 2, Fig. 1–5

Material:

Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern; Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont (Fp. 59, Probe 59/6); 32 R, 22 L, 1 R juv., 2 L juv., z. T. beschädigt (SMF Xe 17027–17030).

Maße (mm), adulte K Zelle SMF Xe 17027; juvenile K Zelle Xe 17029:

	n	l	$\bar{x}$	h	$\bar{x}$	l/h	$\bar{x}$	b (n=1)
R	8	0.95–1.11,	1.03,	0.46-0.53,	0.50,	1.98–2.13,	2.07,	0.24;
L	6	0.98–1.12,	1.05,	0.49-0.55,	0.53,	1.99–2.03,	1.99,	0.24;
R juv.	1	0.85,	–	0.39,	–	2.18;	–	–
L juv.	1	ca. 0.86,	–	0.44,	–	ca. 1.95.	–	–

Beschreibung: Die größte Höhe befindet sich vor der Mitte am angedeuteten vorderen Dorsalwinkel. Der Dorsalrand fällt leicht konvex nach hinten ab zum ebenfalls nur angedeuteten hinteren Dorsalwinkel. Der obere Teil des Vorderrandes ist leicht konvex und geht in den schief gerundeten unteren Teil des Vorderrandes über. Der Hinterrand ist enger gerundet. Der Ventralrand ist gerade, in der Mitte leicht eingezogen. In der Dorsalansicht laufen Vorder- und Hinterende gleich spitz zu.

Die Innenlamelle zeigt eine nur sehr schmale verschmolzene Zone, die sich nur im Bereich der ventralen Einbuchtung etwas verbreitert. Im Bereich des vorderen, größeren Vestibulum mißt die Innenlamelle max. 0.08 mm, im Bereich des hinteren max. 0.05 mm. Die zahlreichen geraden, randständigen Porenkanäle sind anteroventral dicht angeordnet. Der Vorder- und Hinterrand der L wird von einer deutlichen Innenleiste begleitet, die sich zur ventralen Einbuchtung hin abschwächt.

Zwischen den flächenständigen Porenkanälen befinden sich auf der Klappenoberfläche zahlreiche kleine ‚punctae', charakteristisch für Angehörige der Herpetocyprini (VAN MORKHOVEN 1963: 53).

Das zentrale Narbenfeld entspricht dem der Gattung.

Sexualdimorphismus: Einige Klappen zeigen die Abdrücke der Ovarien. Die uniformen Klappenumrisse gestatten die Annahme, daß nur weibliche Klappen vorliegen.

Bemerkungen: Diese Art kann nur unter Vorbehalt der Gattung *Herpetocypris* zugeordnet werden. Die folgenden Merkmale sind nicht konform mit der Gattungsdiagnose (VAN MORKHOVEN 1963: 51): Die nur mittleren Maße, das nur geringe Übergreifen der linken Klappe über die rechte und der einfache Bau der Innenlamelle. Es ist nicht auszuschließen, daß Jugendstadien von *Herpetocypris* sp. A vorliegen.

Unterfamilie Cyprinotinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Heterocypris* CLAUS 1892

Heterocypris cossmanni (RZEHAK 1893)
Taf. 2, Fig. 10–11

* 1893 *Cypris Cossmanni* n. f. – RZEHAK: 182; Taf. 2, Fig. 27.
1973 *Heterocypris (Cyprinotus) cossmanni* (RZEHAK, 1893) – KHEIL: 626; Taf. 1, Fig. 1–5; Taf. 4, Fig. 1–4; Taf. 5, Fig. 1–4.

Material: Oberbirnbach; Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band; Probe 1956 IV 12: 1 L; Zelle SMF Xe 17036: 3 R, 1 L.

Maße (mm), Probe SMF Xe 17036:

	l	h	l/h	b
L	1.07,	0.65,	1.65,	0.29;
R	1.12,	0.68,	1.65,	0.32.

Beschreibung: Die größte Höhe der R liegt knapp hinter der Mitte, der L knapp vor der Mitte. Von dort fällt der Dorsalrand gerade zum schief gerundeten Vorderrand ab. Zum Hinterrand fällt er leicht konvex und weniger steil als zum Vorderrand ab, bei der L ist er fast horizontal. Der Vorderrand ist enger gerundet als der Hinterrand. Der Ventralrand ist bei der R deutlicher eingezogen als bei der L. Die Klappen sind breit, die größte Breite liegt kurz hinter der Mitte. Die R besitzt am Vorderrand und am Hinterrand und am Übergang Hinterrand – Ventralrand zierliche Höckerreihen. Die Klappenoberfläche ist glatt.
Innenrand und Verwachsungslinie fallen nur im Bereich der ventralen Einbuchtung zusammen. Zu den Seitenrändern hin trennen sich Innenrand und Verwachsungslinie um schmale Vestibula zu bilden. Die Innenlamelle mißt ca. 0.06 mm. Die zahlreichen randständigen Porenkanäle sind gerade. Das zentrale Narbenfeld und das adonte Schloß entsprechen denen der Gattung.

Sexualdimorphismus: Eine R zeigt die Abdrücke der Ovarien. Da die Klappen sehr uniform in Größe und Umriß sind, kann angenommen werden, daß nur weibliche Klappen vorliegen.

Beziehungen: Mit *Heterocypris francofurti* (LIENENKLAUS 1905) hat *H. cossmanni* im Gegensatz zur Auffassung von KHEIL (1973: 626), der beide Arten synonym stellt, nur eine gewisse Ähnlichkeit. *H. francofurti* ist kleiner, R: l = 0.80, L: l = 0.86 mm (MALZ 1976: 198) und schlanker. Die mir vorliegenden Vergleichstücke von der Typlokalität haben die folgenden Abmessungen:

	l	h	l/h	b
L	0.93,	0.53,	1.75,	0.22;
R	0.89,	0.50,	1.78,	0.20.

Von *Heterocypris* sp. 3 Janz 1997 aus dem Steinheimer Becken unterscheidet sie sich vor allem durch die Krümmung des Hinterrandes. *Heterocypris* sp. 3 hat einen beinahe gleichmäßig gerundeten Hinterrand, bei der größeren *H. cossmanni* nimmt die Krümmung posteroventral zu.

Weitere Formen

Aus den Oncophora-Schichten, dem Aussüßungshorizont von Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern (Fp. 59, Probe 59/6), (SMF Xe 17029–17030) liegen vor:

Zwei Bruchstücke von *Ilyocypris* sp. indet. in Zelle SMF Xe 17029 und ein Bruchstück in Zelle SMF Xe 17030.

Ein Bruchstück von *Strandesia* sp. Janz 1997 in Zelle SMF Xe 17029.

5. Altersstellung

Der Einstufung der Oncophora-Schichten (Süßbrackwassermolasse) Niederbayerns in das obere Ottnang (Reichenbacher 1993: 313; Schwerd et al. 1996: 146–147, Tab. 4.1–1) stehen die Angaben von Lemcke (1988) und Doppler (1989) entgegen. Lemcke (1988: Abb. 14, Abb. 26, 43) betrachtet den höheren Teil der Süßbrackwassermolasse als fragliches Karpat, während Doppler (1989: Tab. 1) die Oncophora-Schichten dem obersten Ottnang – untersten Karpat zuordnet. Gregor et al. (1989: 296) betrachten die Oncophora-Schichten (= Brackwasser-Molasse der Autoren) dem oberen Ottnang – Karpat zugehörig und die palynologisch untersuchten Schillsande der Lokalität Türkenbach als sehr wahrscheinlich Ottnang (: 321).

Die vorliegenden Süßwasser-Ostracoden aus den oberen Oncophora-Schichten (Aussüßungshorizont und Lakustrische Schichten) (Tab. 1) gestatten folgende Einstufung:

Heterocypris cossmanni (Rzehak 1893), die nur in den Lakustrischen Schichten nachgewiesen wurde, wurde von der Lokalität Ivančice (Eibenschitz) (Rzehak 1893; Kheil 1973) aus den Rzehakia-Schichten der Karpatischen Vortiefe Mährens beschrieben, einem der Faziostratotypen des Ottnang (Čtyroký 1973: 255). Jiříček & Říha (1991: 435, 439) betrachten jedoch die Rzehakia-Schichten mit den von Rzehak (1893) beschriebenen Arten *Cypridopsis signata*, *Cypria ? rotundata*, *Eucypris cribrosa*, *Heterocypris cossmanni*, *Herpetocypris ? moravica* und *Potamocypris solitaria* und den von Kheil (1973) noch zusätzlich nachgewiesenen Arten *Ilyocypris* cf. *gibba* (Ramdohr 1808), und Cypridarum gen. et sp. inc. Nr. 1 Straub 1952 (= *Strandesia* sp. Janz 1997) als oberstes Ottnang – unteres Karpat. Im Gegensatz dazu ordnen Čtyroký et al. (1994) weiterhin die Rzehakia-Schichten dem oberen Ottnang (MN 4b) zu.

Eucypris hagni n. sp. findet sich in den Silvana-Schichten (= Kirchberger Schichten, Horizonte 7–8) der westlichen Vorlandmolasse (Straub 1952: Taf. 4), die jüngst von Reichenbacher et al. (1998: 127; 135; Abb. 1, 5, 9) in das untere Karpat eingestuft wurden, während Horizonte 1–6 der Kirchberger Schichten *s. str.* dem oberen Ottnang angehören. Obwohl Horizont 5 ein vergleichbare Salinität wie Horizonte 7 und 8 hat, wurde *Eucypris hagni* n. sp. hier nicht beobachtet (Tab. 2).

Die Unterscheidung in Kirchberger Schichten *s. str.* und Silvana-Schichten wird hier beibehalten, um Hinweise auf die grundlegende Arbeit über die Ostracoden dieser Schichten (Straub 1952) zu erleichtern.

Eucypris hagni n. sp. tritt außerdem im Karpat – untersten Baden, der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (Kheil 1964), und im untersten Baden, der Oberen Süßwassermolasse von Sandelzhausen (Witt 1998) auf.

Die nur als Einzelfund nachgewiesene *Strandesia* sp. Janz 1997 ist aus dem Ottnang – oberen Baden bekannt (Witt 1998: Tab. 2).

Die oberen Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont bis Lakustrische Schichten, werden daher auf Grund der Ostracodenfunde in das untere Karpat eingestuft.

Die nördlich des verlandenden Oncophora-Sees abgelagerten Limnischen Süßwasserschichten, das basale Schichtglied der Oberen Süßwassermolasse (SCHWERD et al. 1996: 179; Tab. 4.1–1), werden MN 4b zugeordnet (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 55). Dabei entspricht MN 4b dem oberen Ottnang – unteren Karpat (STEININGER et al. 1990: Fig. 1; RÖGL 1996: Tab. 1; REICHENBACHER et al. 1998: Abb. 9). Für zwei der von ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) bearbeiteten Kleinsäugerfundstellen gibt UNGER (1989: 208) eine Einstufung in oberes MN 4b an, was auf unteres Karpat hinweist.

6. Zum Ablagerungsmilieu (Tab. 1)

Der Aussüßungshorizont führt hauptsächlich *Eucypris hagni* n. sp. und zwei *Herpetocypris*-Arten, daneben noch in sehr geringer Anzahl *Ilyocypris* sp. und *Strandesia* sp. JANZ 1997; die Lakustrischen Schichten *Eucypris hagni* n. sp. und *Heterocypris cossmanni* (RZEHAK 1893).

Tab. 1: Ostracoden und Salinität der Oncophora-Schichten (nach REICHENBACHER 1993 und eigenen Daten)

Stratigraphie			Ostracoden	Salinität
Oncophora-Schichten	Obere	Lakustrische Schichten	*Eucypris hagni* n. sp. *Heterocypris cossmanni*	limnisch - gelegentlich oligohalin
		Unio-Sande	Mangels Materials nicht untersucht	limnisch - oligohalin
		Schillsande	*Cytheridea* (n.) sp. *Schuleridea* sp.	pliohalin
		Aussüßungshorizont	*Ilyocypris* sp. *Strandesia* sp. JANZ 1997 *Eucypris hagni* n. sp. *Herpetocypris* sp. A *Herpetocypris ?* sp. B	oligohalin
	Untere	Glimmersande	*Pontocythere* sp. *Cytheridea* (n.) sp. *Schuleridea* sp. 3 *Campylocythere* aff. *subscrobiculata* *Loxoconcha* sp.	brachyhalin
		Schillhorizont	*Campylocythere* aff. *subscrobiculata*	brachyhalin - marin
		Mehlsande	*Schuleridea* sp. 1 u. sp. 2 *Eucythere* sp. *Pterygocythere triebeli* *Falunia* sp. *Loxoconcha* sp.	marin - brachyhalin

Diese Assoziationen deuten nach den unten aufgeführten Daten auf limnische, stehende flache Gewässer, die allenfalls einen Salzgehalt von 3 ‰ aufweisen.

Eucypris ist eine Süßwasser-Gattung (MOORE 1961: 217), die wie viele andere limnische Ostracoden-Gattungen auch noch im oligohalinen Milieu (0.5–3 ‰) vorkommen kann (VAN MORKHOVEN 1962: 145).

Die Ökologie rezenter *Heterocypris*-Arten faßt JANZ (1997: 46) zusammen: Schwimmfähig; in stehenden Gewässern, Seen und periodischen Kleingewässern, aber auch im Brackwasser.

Tab. 2: Charakteristische Ostracoden und Salinität der Kirchberger Schichten (nach STRAUB 1952, REICHENBACHER 1989 und JANZ 1998).

Stratigraphie				Ostracoden	Salinität/Fazies
Kirchberger Schichten s. l.	Silvana-Sch.	Hori-zont	8	*Darwinulina cylindrica* *Pseudocand. steinheimensis* *Mediocypris candonaeformis* *Eucypris hagni* n. sp. *Eucypris dulcifons* *Heterocypris* cf. *francofurti* *Heterocypris* sp.	limnisch bis schwach brackisch
			7	*Ilyocypris* sp. *Mediocypris candonaeformis* *Eucypris hagni* n. sp.	limnisch - fluviatil
	Sch.		6	*Darwinulina stevensoni* *Candona suevica* *Ilyocypris* sp. *Strandesia* sp. JANZ 1997 *Mediocypris candonaeformis* *Heterocypris* sp. *Paralimnocythere rostrata*	mesohalin und limnisch - fluviatil
	Kirchberger s. str.		5	*Darwinulina stevensoni* *Ilyocypris* sp. *Mediocypris candonaeformis* *Heterocypris* sp. *Paralimnocythere rostrata*	schwach oligohalin
			4	*Darwinulina stevensoni* *Heterocypris* sp.	oligohalin
			3	*Candona suevica* *Mediocypris candonaeformis* *Heterocypris sp.* *Cytheromorpha zinndorfi*	meso- bis plio/ brachyhalin
			2	*Caspiolla kirchbergensis* *Cytheromorpha zinndorfi*	meso- bis pliohalin, ? brachyhalin
			1	*Mediocypris candonaeformis*	fluviatil

Herpetocypris-Arten bevorzugen Süßwasser- bis oligohaline Brackwassermilieus mit reichem Pflanzenwuchs (VAN MORKHOVEN 1963: 52).

Basierend auf Mollusken nimmt SCHLICKUM (1964: 44) für den Aussüßungshorizont einen Salzgehalt von kaum über 3 ‰ an.

REICHENBACHER (1993: 318, 320) gibt für den Aussüßungshorizont oligohalines Brackwasser an, und für die Lakustrischen Schichten Süßwasser und nur gelegentlich oligohalines Brackwasser.

7. Vergleich mit den Kirchberger Schichten *s. l.* (Süßbrackwassermolasse)

Nur eine äußerst geringe Übereinstimmung besteht zwischen der Ostracodenfauna der Oncophora-Schichten Niederbayerns und der der Kirchberger Schichten der westlichen Vorlandmolasse, die ebenfalls in das obere Ottnang – untere Karpat eingestuft werden.

Marine und brackische Arten, wie sie von REICHENBACHER (1993: 314, 316, 317) für die unteren Oncophora-Schichten und für die Schillsande der oberen Oncophora-Schichten nachgewiesen wurden (Tab. 1), fehlen vollständig in den Kirchberger Schichten, in denen die maximal erreichte Salinität nach REICHENBACHER (1989) bestenfalls brachyhalin, wenn nicht nur meso-pliohalin ist (Tab. 2). Das Fehlen dieser Arten ist also auf Unterschiede in der Salinität zurückzuführen.

Unter den Süßwasser-Arten sind nur wenige, die in beiden Ablagerungsräumen auftreten, obwohl die Horizonte 5, 7 und 8 der Kirchberger Schichten in durchaus ähnlich schwach brackischem Wasser abgelagert wurden wie der Aussüßungshorizont, die Unio-Sande und die Lakustrischen Schichten.

Beide Ablagerungsräume haben nur *Ilyocypris* sp., *Strandesia* sp. JANZ 1997 und *Eucypris hagni* n. sp. gemeinsam, wobei *Eucypris hagni* n. sp. nur in den Horizonten 7 und 8 der Kirchberger Schichten *s. l.* (= Silvana-Schichten) nachgewiesen wurde.

Ein Austausch der Ostracodenfaunen wurde anscheinend durch das Landshut-Neuöttinger Hoch, das die Ablagerungsräume der Kirchberger Schichten *s. l.* im Westen des Süddeutschen Molassebeckens und der Oncophora-Schichten im Osten trennt, behindert.

Auch die Molluskenfaunen zeigen nur eine geringe Übereinstimmung (REICHENBACHER 1993: Tab. 15), während hingegen nektonische Faunenelemente, die Fische, eine gute Übereinstimmung zeigen (REICHENBACHER 1993: 301).

Zwei Arten der oberen Oncophora-Schichten, *Eucypris hagni* n. sp. und *Heterocypris cossmanni* (RZEHAK 1893), sind auch aus den angrenzenden Gebieten des südlichen Tschechiens, dem südböhmischen Třeboň-Becken (KHEIL 1964) bzw. den Rzehakia-Schichten Mährens (KHEIL 1973) bekannt.

Die Assoziation von *Ilyocypris* sp., *Strandesia* sp. JANZ 1997 und *Eucypris hagni* n. sp., die beiden Ablagerungsräumen gemeinsam ist, weist darauf hin, daß die oberen Oncophora-Schichten Niederbayerns (Aussüßungshorizont bis Lakustrische Schichten, unteres Karpat) den Silvana-Schichten der westlichen Vorlandmolasse (unteres Karpat) zeitlich entsprechen mit dem Vorbehalt, daß im Gegensatz zu den Kirchberger Schichten *s. l.* das Erstauftreten von *Eucypris hagni* n. sp. in den oberen Oncophora-Schichten ökologisch, durch eine drastische Reduzierung der Salinität determiniert ist (Tab. 1). Daraus folgt, daß die Basis obere Oncophora-Schichten nicht der Basis Silvana-Schichten entsprechen muß und auch in ein höheres Niveau in den Silvana-Schichten korreliert werden kann.

Ein weiterer Grund für die geringe Übereinstimmung ist möglicherweise auch in der Probenaufbereitung (Waschen, Auslesen) zu suchen, da der Anteil großwüchsiger Arten (l > ca. 1 mm) in den vorliegenden Präparaten aus den Oncophora-Schichten bei weitem überwiegt.

8. Schriftenverzeichnis

Čtyroký , P. (1973): Faziostratotypus: Jezeřany - Ivančice - Němčičky - Líšeň, Mähren, Tschechoslowakei. – In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_2 (Ottnangien): 255–262, Abb. 38–41, Verlag Slowak. Akad. Wissensch., Bratislava.

Čtyroký, P. et al. (1994): Tertiary of the Bohemian Massif. – In: Klomínský, J. (Ed.) Geological Atlas of the Czech Republic, Encl. 4, Czech Geol. Survey, Prague.

Diebel, K. & Pietrzeniuk, E. (1969): Ostracoden aus dem Mittelpleistozän von Süßenborn bei Weimar. – Paläont. Abh., A, 3/3–4: 463–488, 4 Taf., 12 Abb., Berlin.

Doppler, G. (1989): Zur Stratigraphie der nördlichen Vorlandmolasse in Bayerisch-Schwaben. – Geologica Bavarica, **94**: 83–133, 25 Abb., 4 Tab., München.

Gökçen, N. (1979): Neogene stratigraphy and paleontology of Denizli – Muğla area (SW Anatolia) – Assoc. Prof. Thesis, Hacettepe Univ. Ankara: 154 S., 16 Abb., 2 Tab., 8 Taf., Ankara [In Türkisch].

Gregor, H.J., Hottenrott, M., Knobloch, E. & Planderova, E. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. – Geologica Bavarica, **94**: 281–369, 10 Abb., 6 Tab., 9 Taf., München.

Griffiths, H. I. & Evans, J. G. (1995): An annoted check-list of British Pleistocene, Holocene and modern freshwater ostracods. – J. Micropalaeont., **14** (1): 59–65, London 1995.

Janz, H. (1992): Die miozänen Süßwasserostrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **183**: 117 S., 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab., Stuttgart.

Janz, H. (1997): Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **251**: 101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab., Stuttgart.

Janz, H. (1998): Muschelkrebse – Zeit- und Umweltzeugen im Tertiär. – In: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.) Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, Bd. 2: Vom Schwarzwald zum Ries: 191-198, Abb. 16.2–16.8, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Jiříček, R. & Říha, J. (1991): Correlation of Ostracod Zones in the Paratethys and Tethys. – In: Kotaka, T. et al. (Eds.) Shallow Tethys 3: 435–457, 5 Tab., 6 Taf., Saito Ho-on Kai Spec. Publ. No. 3, Sendai.

Kheil, J. (1964): Die Ostrakoden der Mydlovary-Schichtenfolge im südböhmischen Třeboň-Becken. – Sborník geol. véd., Paleont., **4**: 7–47, 13 Abb., 4 Taf., Prag.

Kheil, J. (1973): Die Ostracoden der *Rzehakia* Schichten der Karpatischen Vortiefe in Mähren. – In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_2 (Ottnangien): 616–651, Taf. 1-6, Verlag Slowak. Akad. Wissensch., Bratislava.

Lemcke, K. (1988): Das bayerische Alpenvorland vor der Eiszeit – Geologie von Bayern I. – 175 S., 71 Abb., 1 Tab., 2 Taf., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Lienenklaus, E. (1905): Die Ostrakoden des Mainzer Tertiärbeckens. – Ber. Senck. naturforsch. Ges., 1905: 3-74, 4 Taf., Frankfurt a. M.

Malz, H. (1976): *Heterocypris* vel *Cyprinotus*? – Senck. leth., **57** (2/3): 185–199, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf., Frankfurt a. M.

Moore, R. C. (Ed.) (1961): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda. – 442 S., 334 Abb., Geol. Soc. America & Univ. Kansas Press.

Neumaier, F. & Wieseneder, H. (1939): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im niederbayerischen Tertiär. – Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt. 1939: 177–252, 7 Abb., 2 Taf., München.

Reichenbacher, B. (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. – Geologica Bavarica, **94**: 135–177, 3 Abb., 4 Tab., 3 Taf., München.

Reichenbacher, B. (1993): Mikrofaunen, Paläogeographie und Biostratigraphie der miozänen Brack- und Süßwassermolasse in der westlichen Paratethys unter besonderer Berücksichtigung der Fisch-Otolithen. – Senck. leth., **73** (2): 277–374, 11 Abb., 16 Tab., 11 Taf., Frankfurt a. M.

Reichenbacher, B. et al. (16 Mitautoren) (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Z. dt. geol. Ges., **149**/1: 127–161, 9 Abb., Stuttgart.

Rögl, F. (1996): Migration pathways between Africa and Eurasia - Oligocene - Miocene Palaeogeography. – Europal **10**: 23-26, 1 Tab., Straßburg.

Rzehak, A. (1893): Die Fauna der Oncophora-Schichten Mährens. – Verh. naturforsch. Ver. Brünn, **31** (1892): 142–192, 2 Abb., 2 Taf., Brünn.

Schlickum, W. R. (1964): Die Molluskenfauna der Süßbrackwassermolasse Niederbayerns. – Arch. Moll., **93** (1/2): 1–70, Taf. 1–15, Frankfurt a. M.

Schlickum, W. R. (1974): Der Aussüßungs- und Verlandungsvorgang im Bereich der Oberen Brackwassermolasse Süddeutschlands. – Senck. leth., **54**: 521-526, Frankfurt a. M.

Schlickum, W. R. & Strauch, F. (1968): Der Aussüßungs- und Verlandungsprozeß im Bereich der Brackwassermolasse Niederbayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **8**: 327–391, 7 Abb., 2 Tab., München.

Schwerd, K., Doppler, G. & Unger, H. J. (1996): Gesteinsfolge des Molassebeckens und der inneralpinen Tertiärbecken. – In: Erl. Geol. Kt. Bayern 1:500 000, 4. Aufl.: 141–187; 19 Abb., 3 Tab., Bayer. Geol. L.-A., München.

Steininger, F. F., Bernor, R. L. & Fahlbusch, V. (1990): European Neogene Marine/Continental Chronologic Correlations. – In: Lindsay, H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Eds.) European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series, A, **180**: 15–46, 1 Abb., 1 Tab., Plenum Press, New York, London.

Straub, E. W. (1952): Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. - Geol. Jb., **66**: 433–523, 24 Abb., 3 Texttaf., Taf. 4, Hannover.

Strauch, F. (1973): Faziostratotypus: Loderham – Hinterholzer Bach – Brombach – Türkenbach – Kühstetten – Walksham, Niederbayern, Bundesrepublik Deutschland. – In: Chronostratigraphie und Neostratotypen M_2 (Ottnangien): 244–253, Abb. 36, Verlag Slowak. Akad. Wissensch., Bratislava.

Unger, H. J. (1989): Die Lithozonen der Oberen Süßwassermolasse Südostbayerns und ihre vermutlichen zeitlichen Äquivalente gegen Westen und Osten. – Geologica Bavarica, **94**: 195–237, 16 Abb., 5 Tab., München.

van Morkhoven, F. P. C. M. (1962): Post-Palaeozoic Ostracoda. Vol. I General. – 204 S., 79 Abb., 1 Beil., Elsevier, Amsterdam - London - New York.

van Morkhoven, F. P. C. M. (1963): Post-Palaeozoic Ostracoda. Vol. II Generic Descriptions. – 478 S., 763 Abb., Elsevier, Amsterdam – London – New York.

Witt, W. (1998): Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 14. Ostracoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 135–165, 2 Tab., 3 Taf., München.

Wittmann, D. (1957): Gliederung und Verbreitung der Süßbrackwassermolasse in Ost-Niederbayern. – Beih. geol. Jb., **26**: 49–95, 13 Abb., 1 Taf., Hannover.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse. – Zitteliana, **14**: 3–80, 10 Taf., 31 Abb., 17 Tab., München.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Die mit Hilfe des Raster-Elektronenmikroskops erstellten Aufnahmen zeigen eine technisch bedingte, zu den Rändern hin zunehmende Verzerrung. Daher wird eine R in lichtmikroskopischer Aufnahme im reflektierenden Licht (Taf. 1, Fig. 5) gezeigt, die verglichen mit der REM-Aufnahme einer R (Taf. 1, Fig. 1) deutlich höher erscheint und damit auch die Identität mit *Eucypris* n. sp. in STRAUB (1952, Taf. B, Fig. 45) belegt.

Eucypris hagni n. sp.

Fig. 1-7, 9-10 Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band, unteres Karpat, Oberbirnbach, Niederbayern.

Fig. 8 Kirchberger Schichten, Horizont 8 (= Silvana Schichten), unteres Karpat, westl. Illerhang ca. 2 km S Oberkirchberg, Oberschwaben, Slg. Dr. REICHENBACHER, Geol. Inst., Universität Karlsruhe.

Fig. 1: Holotypus, Fig. 2–8 Paratypen.

Fig. 1: R (l = 1.93, h = 1.08 mm), Außenansicht, ca. x30; BSP 1956 IV 25

Fig. 2: L (l = 2.03, h = 1.20 mm), Außenansicht, ca. x30; BSP 1956 IV 26

Fig. 3: R, zentrale Muskelnarben von innen, ca. x100; BSP 1956 IV 27

Fig. 4: L, Detail der Klappenornamentation am Hinterende, ca. x100; BSP 1956 IV 26

Fig. 5 R (l = 1.75, h = 0.98 mm), Außenansicht, ca. x30; BSP 1956 IV 27

Fig. 6: R (l = 1.75, h = 0.98 mm), Innenansicht, ca. x30; BSP 1956 IV 27

Fig. 7: L (l = 1.95, h = 1.15 mm), Innenansicht, ca. x30; BSP 1956 IV 28

Fig. 8: G (l = 1.91, h = 1.04 mm), Außenansicht von rechts, ca. x30; ex Probe 18–17

Fig. 9: L (l = 1.91, b = 0.48 mm), Dorsalansicht, Vorderende oben, ca. x30; BSP 1956 IV 29

Fig. 10: R juv. (l = 1.47, h = 0.80 mm), Außenansicht, ca. x30; ex SMF Xe 17036

Tafel 2

Herpetocypris ? sp. B

Fig. 1-5 Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont, unteres Karpat, Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern.

Fig. 1: R (l = 0.98, h = 0.49 mm), Außenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17027

Fig. 2: L juv. (l = ca. 0.86, h = 0.44 mm), Außenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17029

Fig. 3: L (l = 1.10, h = 0.54 mm), Innenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17030

Fig. 4: R (l = 1.04, h = 0.50 mm), Innenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17027

Fig. 5: L (l = 1.06, h = 0.53 mm), Innenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17027

Herpetocypris sp. A

Fig. 6-9 Oncophora-Schichten, Aussüßungshorizont, unteres Karpat, Türkenbach bei Mehlmäusl, Niederbayern.

Fig. 6: R (l = 1.39, h = 0.63 mm), Innenansicht, ca. x45; ex SMF Xe 17026

Fig. 7: L (max. l des Fragments = 1.41mm), Innenansicht, ca. x45; ex SMF Xe 17026

Fig. 8: L (l = 1.42, h = 0.66 mm), Außenansicht, ca. x45; ex SMF Xe 17026

Fig. 9: R, zentrale Muskelnarben von innen, ca. x50; ex SMF Xe 17026, lichtmikroskopische Aufnahme im Durchlicht unter Wasserbedeckung.

Heterocypris cossmanni (Rzehak 1893)

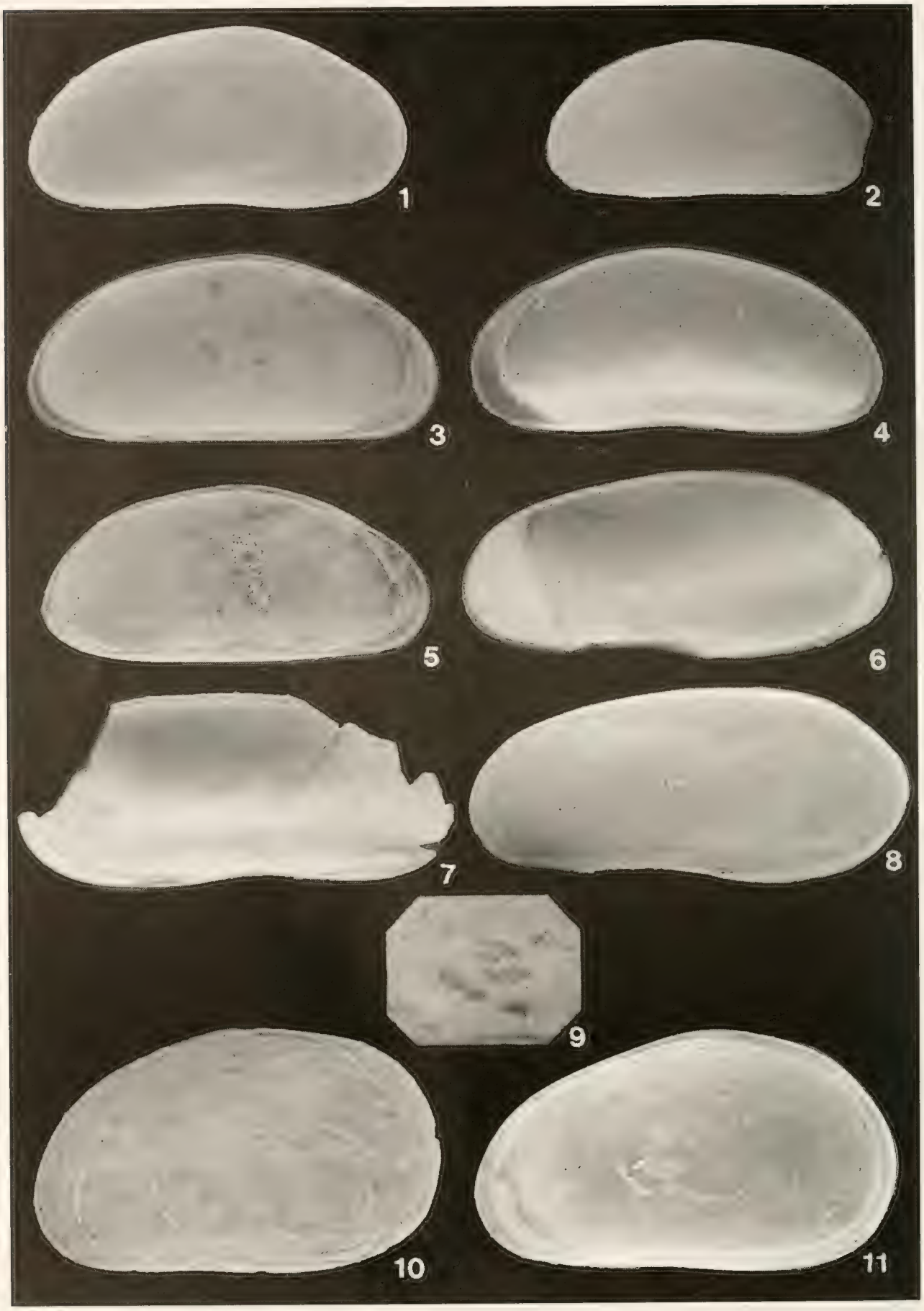
Fig. 10-11 Oncophora-Schichten, Lakustrische Schichten, braunes Band, unteres Karpat, Oberbirnbach, Niederbayern.

Fig. 10: L (l = 1.07, h = 0.65 mm), Außenansicht, Klappe mit Bohrspuren, ca. x50; ex SMF Xe 17036

Fig. 11: R (l = 1.12, h = 0.68 mm), Innenansicht, ca. x50; ex SMF Xe 17036

Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 9 sind lichtmikroskopische Aufnahmen.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10



WITT, W.: Süßwasser-Ostracoden

Tafel 2

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	51–68	München, 15. 12. 1999

Larven von *Aphanius* sp. (Teleostei, Cyprinodontidae) aus dem jungtertiären Seeton von Wemding (Nördlinger Ries)

Von Neriman Rückert-Ülkümen & Ernst-Dieter Müller *)

Mit 3 Abbildungen, 1 Tabelle und 3 Tafeln

Kurzfassung

In Seetonen des mittelmiozänen Ries-Kratersees bei Wemding wurde 1966 eine ungewöhnlich artenreiche fossile Flora und Fauna gefunden, deren Belege in der BSP verwahrt werden und die teilweise bis heute einer Bearbeitung harren. Die mit ca 275 Exemplaren vertretenen Fische – Larven und Jungfische fast vom Ei bis zum nahezu adulten Stadium – gehören zu einer einzigen Gattung der Familie Cyprinodontidae: *Aphanius* Nardo 1827. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch nur um eine einzige, wohl endemische Art, die wegen des Fehlens adulter Stücke vorläufig als *Aphanius* sp. 1 benannt werden soll. Mit den Exemplaren kann erstmals die morphologische Entwicklung von Skelett und Otolithen einer fossilen *Aphanius*-Art bis fast zum adulten Stadium dokumentiert werden. Die bisherigen Vorstellungen über Biotopverhältnisse im Riessee und Entstehung der Fossil-Lagerstätte Wemding werden bestätigt. Aussagen zum Alter sind nicht möglich, doch ist dieses bereits durch frühere Untersuchungen gesichert: höheres Badenium.

Abstract

In 1966 an unusally rich fossil flora and fauna was discovered in Middle Miocene lake deposits of the Ries Crater near Wemding. Only a part of the material housed in the Bavarian State Collection has been studied until now. The fish fauna comprising almost all ontogenetic stages, from larvae, juveniles to subadults, is represented by a single genus, *Aphanius* Nardo 1827, of the family Cyprinodontidae. It is very likely that all the fishes belong to a single, probably endemic species. Since adult individuals are missing, this taxon should only tentatively be named as *Aphanius* sp.1. For the first time it is possible to document the morphological development of the skeleton and the otolithes in a fossil species of *Aphanius* almost up to the adult stage. The present opinions about the environmental conditions of the Ries Crater lake and the origin of the Wemding fossil deposits are confirmed. Conclusions with regard to the geological age can not be drawn, but have been determined by earlier studies as Late Badenium.

*) Dr. Neriman Rückert-Ülkümen & Dr. Ernst-Dieter Müller, Bayerische Staatssamlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München.

Einleitung

Im Jahre 1966 wurde von der Stadt Wemding im Nördlinger Ries eine Kläranlage gebaut, deren Baugrube mit einem Durchmesser von 40 m und einer Tiefe von 18 m die tonigen Beckensedimente am Ostrand des mittelmiozänen Rieskratersees in vorzüglicher Weise erschloß. Aus den ansonsten recht fossilarmen Seetonen konnte hier eine ungewöhnlich reichhaltige Flora und Fauna geborgen werden, bestehend aus Resten von Land-und Wasserpflanzen, Süßwasserschnecken, Ostracoden, Insekten (darunter Libellenlarven), Fischen, Vogelfedern und Lebensspuren. Die Anreicherung der Fossilreste in der 4,5 m mächtigen Fundschicht ist so groß, daß man von einer „Fossil-Lagerstätte" sprechen kann. Über Fundumstände und Geologie der Fossil-Lagerstätte haben schon BOLTEN, GALL & JUNG (1976) berichtet, die auch eine erste Auswertung der Fossilfunde zur zeitlichen Stellung sowie Rekonstruktion des Klimas und der Lebensbedingungen im Riessee unternommen haben. Einen Beitrag zur mutmaßlichen Genese der Fundschicht haben später GALL & JUNG (1979) geliefert.

Von den bedeutenderen Gruppen der Fossilfunde sind bis jetzt nur die Pflanzenreste näher bearbeitet worden (JUNG in BOLTEN et al. 1976, s. o.). Die ungewöhnlich artenreich vertretenen Insekten harren bis heute auf eine nähere Untersuchung. In der vorliegenden Arbeit werden die mit ca 275 Exemplaren nachgewiesenen Fische einer näheren Auswertung unterzogen.

Bei den in der Bayerischen Staatssamlung für Paläontologie und historische Geologie (BSP) unter der Inventarnummer 1966 XLII hinterlegten Belegstücken handelt es sich um körperlich erhaltene, ± vollständige aber verdrückte Skelette, viele noch mit Otolithen in situ, die ganz überwiegend zu Larven, nur wenige zu Jungfischen gehören. Zur Bestimmung mußten sie erst einer mühevollen Präparation unterzogen werden.

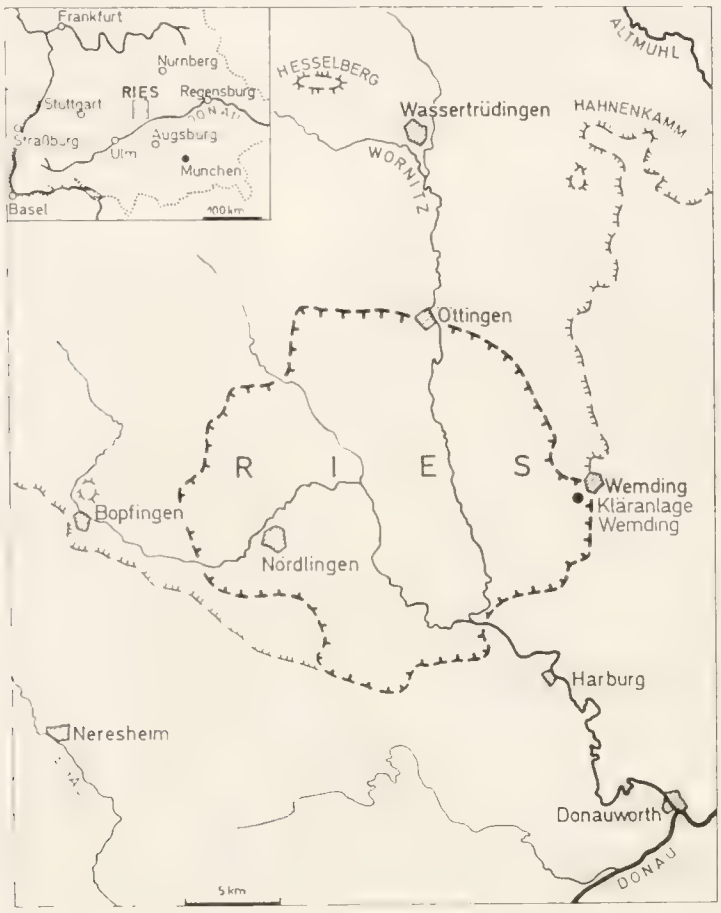


Abb. 1: Lage der Baugrube der Kläranlage Wemding in Nördlinger Ries (nach BOLTEN et al. 1976).

Alle Fischreste gehören nur einer einzigen Gattung innerhalb der Familie Cyprinodontidae an: *Aphanius* NARDO 1827. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch nur um eine einzige, endemische Art, die vorläufig als *Aphanius* sp. 1 benannt wird.

Taxonomische Beschreibung

Ordnung Atheriniformes
(Zahnkarpfenverwandte)

Familie Cyprinodontidae AGASSIZ 1834
(Eierlegende Zahnkarpfen)

Unterfamilie Aphaniinae SCHEEL 1968
(Mittelmeerkärpflinge)

Gattung *Aphanius* NARDO 1827
Typus-Art: *Aphanius nanus* NARDO 1827

Aphanius sp.1
Taf. 1, Fig. 1–5, Taf. 2, Fig. 1–4, Taf. 3, Fig. 1–5, 6b–7b., Abb. 2

Fundort: Wemding/Ries.

Fundschicht: Mittelmiozän, Badenium.

Material: ca. 275 Larven und 6 juvenile Exemplare, beide mit Otolithen in situ (Inv.-Nr. BSP 1966 XLII 17–283; juvenile Stücke: 17, 114, 115, 188, 189, 203).

Beschreibung: Auffallend kleine Fische, viele mit Otolithen in situ; Schnauze kurz, oberständiges Maul, Unterkiefer fast vertikal, die Zähne dreispitzig (vgl.Taf.3, Fig 6 b), wie es auch rezente Vertreter der Gattung erkennen lassen, z. B *Aphanius mento* (HAECKEL 1843) (vgl. Taf. 3, Fig. 6 a); außerdem befinden sich am Os Palatinum noch spitzige dickere Zähne (Taf. 3, Fig. 7). Es ist erstaunlich, daß so ein kleiner Fisch im Maulbereich mit so viel kleinen verschiedenen Zähnchen bewaffnet ist.

Dorsal- und Analflosse, in der hinteren Hälfte des Körpers, liegen übereinander. Die Ventralflosse ist klein, die lange Schwanzflosse halbrund. Die Flossen zeigen keine Stacheln, nur ungeteilte Strahlen. Die im Folgenden angegebenen Merkmale beziehen sich vorwiegend auf die 6 juvenilen Exemplare.

Ihre Gesamtlänge beträgt nicht mehr als 44 mm, die Körperhöhe um 6 mm, das Verhältnis Höhe zu Länge ca 1 : 6,7. Der Kopf vom Oberkiefer bis zum Cleithrum wird bis 11 mm lang und 8 mm hoch; seine Länge ist in der Gesamtlänge 3,6 mal enthalten.

Die Kopfknochen vom Larven- bis zum juvenilen Stadium sind durchwegs sehr gut erhalten. Das Operculum ist höher als breit, mit bogenförmigem Hinter- und konkavem Dorsalrand. Es ist durch eine kräftige Gelenkhöhle mit dem scharfkantigen Präoperculum verbunden. Inter- und Präoperculum sind verhältnismäßig klein. Der Kopf weist ein niedriges und breites Quadratum, ein kurzes und längliches Hyomandibulare und Metapterygium auf. Die 5 Radiibranchiostegalia sind sehr schmal und reichen bis zum kräftigen Schultergürtel.

Die Wirbel sind einfach, ohne Strukturen, ziemlich lang und in der Mitte stark verschmälert. Am Abdominalteil befinden sich 12, am Caudalteil 14 Wirbel. Die 12 Rippen reichen bis zur Bauchkante. Die Dorsalflosse zeigt 10, die Analflosse 11 Strahlen; bei beiden Flossen sind die vorderen 2 Strahlen ungeteilt. Die kleine Ventralflosse liegt direkt vor der Analflosse, hat vorne einen ungeteilten, dahinter ca 3–4 geteilte Strahlen. Die Pectoralflosse ist ziemlich lang und

groß, rundlich mit ca 14 Strahlen. Die schwach konvexe Schwanzflosse beginnt mit den in der Mitte zusammengewachsenen Hypuralia. Darüber und darunter befinden sich je 3 gegen hinten verbreiterte Hämalfortsätze. Sie stützen zusammen mit den Hypuralia die 14 kräftigen geteilten langen Strahlen, zu denen nach oben 7 und unten 6 ungeteilte Strahlen kommen. Da es keine adulten Exemplare gibt, lassen die Schuppen noch keine Struktur erkennen.

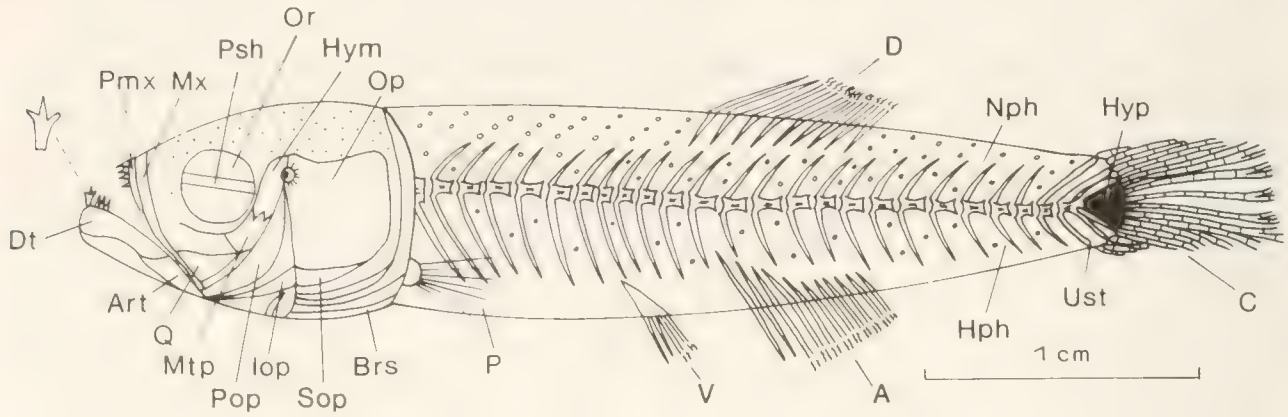


Abb. 2: *Aphanius* sp. 1, Rekonstruktion des gesamten Fisches.

Abkürzungen: Art Articulare, Brs Branchialia, Dt Dentalia, Hph Hämapophysen, Hym Hyomandibulare, Hyp Hypurale, Iop Interoperculum, Mtp Metapterygoid, Mx Maxilla, Nph Neurapophysen, Op Operculum, Or Orbita, Pop Praeoperculum, Pmx Praemaxillla, Psh Parasphenoid, Q Quadratum, Ust Urostyl.
A Analis, C Caudalis, D Dorsalis, P Pektoralis, V Ventralis.

Beim weitaus größten Teil der Exemplare von *Aphanius* sp. 1 handelt es sich um fossile Larven. Die Larven rezenter Fische werden von Ichthyologen wie z. B. Balon 1975, Aksiray 1987, Demir 1992 usw in mehrere verschiedene Entwicklungsphasen unterteilt. Bei fossilen Larven kann eine so weitgehende Untergliederung in der Regel nicht vorgenommen werden. Denn erstens ist das Material meist spärlich; größere Individuenzahlen an einem Ort und in einer Schicht zugleich sind selten. Zweitens gehören die Exemplare in der Regel nur einem engen Zeitausschnitt an.

Die im Folgenden angeführten Fischlarven aus den mittelmiozänen Riessee-Schichten von Wemding gehören aufgrund ihrer morphologischen Merkmale zu derselben einzigen Gattung und Art wie auch die juvenilen Exemplare, nämlich *Aphanius* sp. 1. Sie zeigen größtenteils noch Otolithen in situ. Die Larven lassen eine kontinuierliche Entwicklung von den frühesten Stadien bis zum juvenilen Stadium erkennen, die man in zwei Phasen gliedern kann.

Phase I: Das Skelett der Larven besteht noch aus knorpeliger Substanz und sie ernähren sich zur Gänze aus einem großen Vitellussack, der dabei allmählich absorbiert wird. Die Entwicklung soll anhand einiger Beispiele näher erläutert werden.

Exemplar BSP 1966 XLII 273: Die Larve hat eine Körperlänge von 14 mm bei einer Höhe von 2 mm. Sie zeigt einen runden Kopf. Zwei rundlich-ovale Sagitten mit 0,4 mm Durchmesser, eine von der Innen-, die andere von der Außenseite sichtbar. Der gerade Sulcus liegt median. Der Vitellus-Sack ist prall gefüllt.

Exemplar BSP 1966 XLII 124: Die Körperlänge der Larve bis zur vorderen Hälfte des Schwanzes (die hintere ist nicht erhalten) beträgt 18 mm. Der große Kopf mit großen, rundlichen Augen zeigt ein oberständiges Maul mit dreispitzigen Zähnchen und 4 Radii branchiostegi. Am prall gefüllten Vitellus-Sack sind die Rippen, am Kopfende eine lange Pectoralflosse erkennbar. An der Dorsalseite des Körpers liegen in parallelen Reihen die

Cutisflecken, aus denen später die Schuppen entstehen (vgl. Hofer 1889, Fach 1937, Bertin 1958).

Exemplar BSP 1966 XLII 127: Die Länge der wohlerhaltenen Larve vom Kopf bis zum Schwanz beträgt 24 mm. Der Kopf ist jetzt mehr oval, der Vitellus-Sack schon etwas absorbiert. Es lassen sich eine 0,45 mm breite Sagitta und zwei Lapilli in situ erkennen. Die Cutispapillen an der Dorsalseite des Körpers sind deutlicher geworden.

Exemplar BSP 1966 XLII 146: Die Körperlänge von Kopf bis zur vorderen Hälfte der Schwanzflosse beträgt 30 mm. Der Kopf ist noch deutlicher oval. Am kaum absorbierten Vitellus-Sack lassen sich deutlich Abdrücke von 10 Rippen erkennen. Pectoralflosse mit zahlreichen, nicht exakt zu ermittelnden Flossenstrahlen. Eine Sagitta und ein Lapillus in situ. Die Sagitta, mit 0,7 mm Breite und 0,5 mm Höhe, beginnt jetzt die für *Aphanius* charakteristische, gerundet- dreieckige Gestalt anzunehmen. Der schmale, mediane Sulcus ist vorn etwas erweitert und hinten etwas schräg- abwärts abgeknickt.

Exemplar BSP 1966 XLII 206: Die Körperlänge der weit entwickelten Larve beträgt vom Kopf bis zum Schwanzende ca. 35 mm, die Körperhöhe 4,5 mm. Das Maul ist vorne etwas beschädigt, der Vitellus-Sack schon merklich absorbiert. Eine schlechte erhaltene Sagitta. Das knorpelige Skelett beginnt jetzt zu verknöchern.

Phase II: Das Skelett der Larven ist jetzt vollständig verknöchert, der Vitellus-Sack weitgehend absorbiert, aber noch erkennbar.

Exemplar BSP 1966 XLII 173: Die vordere Hälfte des Skeletts ist dorsoventral gedreht, die hintere normal in Seitenlage eingebettet; die Länge vom Kopf bis fast zum Schwanzende beträgt ca 40 mm. Das gattungsspezifisch breite Maul zeigt am Prämaxillare und Dentale sehr schön die dreispitzigen Zähnchen. Der Vitellus-Sack ist jetzt weitgehend absorbiert. Zwei stark beschädigte Sagitten.

Exempar BSP 1966 XLII 277: Die Körperlänge beträgt wie beim vorigen Stück ca 40 mm und erreicht damit fast die Größe der juvenilen Fische, die Körperhöhe 5 mm. Der Vitellus-Sack ist kaum mehr erkennbar. Die Flossen – Pectoralis, Ventralis, Dorsalis, Analis und Caudalis – sind jetzt vollständig entwickelt und gut erhalten. Das Larvenstadium ist beendet, wenn nicht nur das Skelett vollkommen verknöchert, sondern auch der Vitellus-Sack zur Gänze absorbiert ist. Der junge Fisch ist jetzt zu seiner Ernährung ganz auf seine Umgebung angewiesen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Larven der Wemdinger *Aphanius*-Art Entwicklungsstadien von 14 bis 40 mm Länge und 2 bis 5 mm Höhe darstellen. Von Anfang an kommen Otolithen in situ vor, die ebenfalls eine Entwicklung durchlaufen (s.u.). Schon die frühesten Larven zeigen das bezeichnende oberständige Maul mit den dreispitzigen Zähnen. Der anfangs dicke Vitellus-Sack wird allmählich absorbiert. In der ersten Phase ist das Skelett rein knorpelig, beginnt ab etwa 35 mm zu verknöchern; in der zweiten (ab 40 mm) ist es ganz verknöchert. Schon in der ersten Phase zeigen sich als Vorläufer der Schuppen Cutisflecken in parallelen Reihen, doch sind vollständig ausgebildete Schuppen auch nach der zweiten Phase noch nicht vorhanden.

Nur 6 der Wemdinger *Aphanius*-Exemplare gehören dem juvenilen Stadium an, adulte Stücke sind leider nicht überliefert. Die Körperlänge der letzteren könnte um 5 cm betragen haben. Rezente Mittelmeer-Kärpflinge erreichen zwischen 4 und 8,5 cm Länge.

Die Otolithen der Wemdinger *Aphanius*-Art weisen ebenfalls eine bezeichnende Entwicklung auf, die im Folgenden anhand von Einzelbeispielen näher erläutert werden soll:

Exemplar BSP 1966 XLII 273 (Körperlänge: 14 mm): Die Sagitta zeigt noch nicht den charakteristischen gerundet-dreieckigen Umriß des juvenilen und adulten Stadiums, sondern

ist abweichend davon ausgesprochen rundlich. Der schmale mediane Sulcus, vorne etwas erweitert, ist schon vorhanden, jedoch sein Hinterende noch ohne markanten Rand und noch nicht abgesenkt. Schon von Anfang an zeigt sich eine ovale Area (Abb. 3a).

Exemplar BSP 1966 XLII 149 (Körperlänge: 25 mm): Die Sagitta gleicht noch weitgehend der vorigen, hat aber nun bereits eine deutlich eingekerbte Excisura (Abb. 3b).

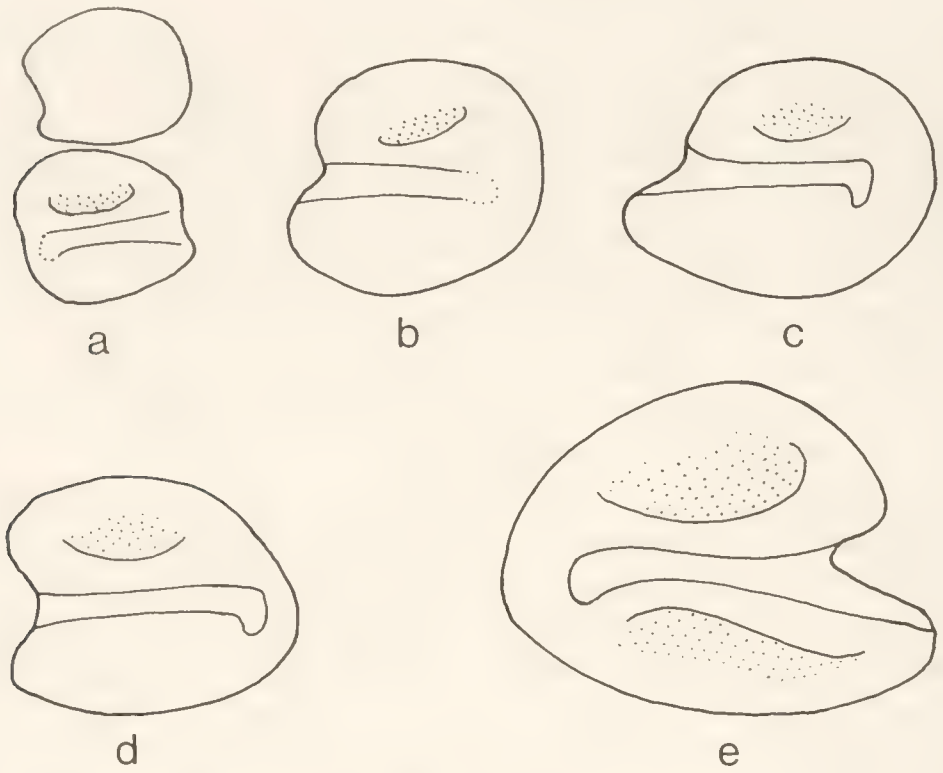


Abb. 3: *Aphanius* sp. 1, Wachstum der Sagitten vom frühesten Larven- bis zum juvenilen Stadium.

a-e: Erläuterungen im Text. a, l: L= 0,5 mm, H= 0,5 mm; b, r: L= 0,75 mm, H= 0,7 mm; c, r: L= 0,75 mm, H= 0,5 mm; d, r: L = 0,75 mm, H= 0,5 mm; e, l: L= 1mm, H= 0,75 mm. (l:linke, r: rechte Sagitta).

Exemplar BSP 1966 XLII 267 (Körperlänge: ca 27 mm): Die Sagitta erinnert noch an die vorausgehende, doch springt jetzt erstmals das Rostrum gegenüber dem breiten Antirostrum deutlich vor. Das Ende des schmalen Sulcus ist markanter abgesetzt und zeigt bereits die bezeichnende Absenkung (Abb. 3c).

Exemplar BSP 1966 XLII 146 (Körperlänge: ca. 30 mm): Die Entwicklung der Sagitta schließt sich an das vorige Exemplare an. Ihr Dorsalrand ist jetzt aber nicht mehr rundlich, sondern läßt erstmals einen deutlichen schrägen Abfall nach hinten erkennen (Abb. 3d).

Exemplar BSP 1966 XLII 280 (Körperlänge: 44 mm): Eines der größten Wemdinger Stücke, wegen seines noch erhaltenen Dottersacks trotz seiner Größe noch dem Larvenstadium zuzurechnen. Die Sagitta zeigt den Entwicklungsstand der juvenilen Exemplare. Sie ist jetzt deutlich gerundet-dreieckig, mit glatten, nicht gekerbten Rändern. Der Dorsalrand fällt beiderseits des leicht gerundeten Medianknicks schräg ab und leitet sanft bogig zum schwach konvexen Ventralrand über. Der mediane Sulcus fällt nach vorn gegen das weit vorspringende Rostrum schwach ab. Das breite Antirostrum ist jetzt ebenfalls deutlich zugespitzt. Die Excisura ist tief eingekerbt. Area tief und oval; Ventralfeld schwach gewölbt (Abb. 3e).

Über die endgültige Entwicklung der Sagitten kann leider nichts ausgesagt werden, da adulte Exemplare nicht überliefert sind.

	D	A	R	P	C	W
Aphanius italicus	10	10–11	12	14	8.14.7	15–15+15
Aphanius sp. 1	10	11	12	14	7.14.6	12+14

Tabelle 1: Flossen-Merkmale und Wirbel-Zahlen bei *Aphanius italicus* und *Aphanius* sp. 1.

Beziehungen: Die am vollständigsten entwickelte Sagitta von *Aphanius* sp. 1 (Exemplar 1966 XLII 280, s. o.) zeigt eine gewisse Ähnlichkeit zu der des rezenten *Aphanius (Aphanius) chantrei* (GAILLARD 1895) (siehe Abbildung bei MALZ 1978: 457, Taf. 1, Fig. 3–5). Übereinstimmend sind der gerundet-dreieckige Umriß mit schräg abfallenden Dorsalrändern und die Ausbildung des Sulcus, dessen Hinterende allerdings bei der rezenten Art nicht schräg abgesenkt ist. Bezüglich des letzteren Merkmals zeigt *Aphanius* sp. 1 Ähnlichkeiten zu *Aphanius (Aphanius) germaniae* (WEILER 1963), der aus dem Untermiozän des Oberrheintalgrabens bekannt ist (vgl. WEILER 1963: 30, Abb. 106–112). Diese Art hat aber eine noch markanter dreieckige Sagitta mit stärker abgesenktem Hinterrand des Sulcus und leicht gekerbten Rändern. Ähnlichkeit bestehen auch zu *Aphanius (Aphanius) chios* MALZ 1978 aus den Nenitaschichten (Neogen, ? Sarmat) von Chios (vgl. MALZ 1978: 458 f, Taf. 1, Fig. 8–9). Die Sagitten beider Arten zeigen einen gerundet-dreieckigen Umriß, einen konvexen Ventralrand, ein weit vorspringendes stumpfes Rostrum, eine ovale Area. *Aphanius chios* hat aber einen breiteren, vorne weniger ausgeweiteten Sulcus, der auch am Hinterrand nicht so markant abwärts gebogen ist. Da von dem Wemdinger *Aphanius* sp. 1 keine adulten Exemplare (Skelette und Otolithen) vorliegen, ist aber eine Zuordnung zu einer bereits beschriebenen Art ohnedies nicht möglich.

Während Otolithen fossiler *Aphanius*-Arten oft in großer Zahl gefunden werden, sind Skelettreste, noch dazu von adulten Fischen, viel seltener. GAUDANT (1978: 906–907, Taf. I, Fig. 1) beschreibt aus den Bändermergeln des Messinium von Gabbro (Toscana, Italien) einen *Aphanius italicus* GAUDANT 1978, der ebenfalls große Ähnlichkeit zu unserer Wemdinger Art zeigt, besonders bezüglich der Körpergestalt, des Flossenbaus und der Flossenstrahlen-Zahl. *Aphanius* sp. 1 hat allerdings eine geringere Zahl an Wirbeln, vor allem am Abdominalteil, und außerdem sind diese etwas länger als bei der italienischen Art (Näheres: siehe Tabelle 1). Zwar sind von *Aphanius* sp. 1 nur Larven und Jungfische, von *Aphanius italicus* adulte Skelette überliefert, doch der Feinbau des Skeletts wird schon im Larvenzustand festgelegt und ändert sich später nicht mehr.

Die rezenten Vertreter von *Aphanius* sind häufig endemische Bewohner kontinentaler salziger Binnenseen (vgl. MALZ 1978: 448). Da der Rieskratersee als fossiles Beispiel ebenfalls zu diesem Biotopentyp gehört, liegt auch für den Wemdinger *Aphanius* die Wahrscheinlichkeit einer endemischen Art bzw. Unterart vor, die auf eine Einschleppung aus einem marinen Raum zurückgeht und dann hier eine eigene Evolution durchlaufen hat (Näheres: siehe unter „Alter und Einwanderung"). Ohne Vorliegen adulter Exemplare, vor allem adulter Otolithen, scheint es aber nicht berechtigt, eine neue Art zu errichten und es soll daher die offene Nomenklatur angewandt werden.

Alter und Einwanderung

Das Gesamtalter der Riesseeschichten, innerhalb derer auch die Fosillagerstätte Wemding mit den Skeletten und Otolithen von *Aphanius* sp. 1 liegt, kann sowohl auf litho- wie biostratigraphischem Weg recht exakt auf oberes Badenium bis unteres Sarmatium eingeengt werden. Die Untergrenze ist durch den Ries-Impakt gegeben, den Meteoriten-Einschlag, der

den Rieskrater – die Hohlform für die spätere Kraterseefüllung – ausgesprengt hat. Nach neuester Auswertung aller radiometrischen Daten (STORZER et al.1995 in REICHENBACHER et al 1998: 139) fand dieses Ereignis vor 14,9 Mio. Jahren statt, ein Zeitpunkt, der mitten in die Paratethys-Stufe Badenium zu liegen kommt (REICHENBACHER et al 1998: 129, Abb. 1). Nachdem die Ablagerung der Riesseeschichten beendet war, griff noch während des Sarmat von Süden her die Molasse-Sedimentation zum letzten Mal in der Erdgeschichte auf das Riesgebiet über: mit der Jüngeren Serie der OSM und ihren nördlichen Zufuhren (vgl. GALL 1971, REICHENBACHER et al 1998 usw).

Eine biostratigraphische Einstufung der Riesseeschichten ist mit Hilfe von Mollusken, Wirbeltierresten, der Megaflora und mit Diatomeen versucht worden, wobei sich die genannte Zeitspanne ebenfalls ergab. Die Wirbeltierreste gestatten eine Zuordnung zu den Säugetierzonen MN6 und 7 (vgl. SCHAUDERNA 1983, REICHENBACHER et al 1998). Mit Hilfe von Diatomeen konnte eine relativ detaillierte Untergliederung der Riesseeschichten erreicht werden. SCHAUDERNA (1983) gelang, basierend auf JANKOWSKI 1977, eine Gliederung der Kraterfüllung in 4 noch weiter unterteilbare Abschnitte, wobei die Sedimente zwischen dem Inneren Wall und dem Kraterrand mit den Abschnitten 1–3 (von unten nach oben) des Zentralkraters korreliert werden können. Diese Abschnitte lassen sich dem höheren Badenium, nur Abschnitt 4 dem tieferen Sarmatium zuordnen. Für die Wemdinger Fossillagerstätte, nach SCHAUDERNA (1983: 154,156, Abb. 69) Basis von Abschnitt 2, ergibt sich demnach das höhere Badenium der Paratethys-Stufengliederung, Säugetierzone MN6.

Ein Übersichtsprofil der 18 m mächtig erschlossenen Riesseeschichten in der Baugrube der Kläranlage Wemding wird bereits bei den Erstautoren BOLTEN et al (1976: 76 ff, Abb. 2) beschrieben. Die Fundschicht, aus der neben den Fischen auch Mollusken, Ostracoden, Insekten und Pflanzenreste geborgen wurden, besteht aus einer feinrhythmischen Folge von graugrünen Tonsteinlagen und hellen Kalkmergelhäutchen, mit einer Mächtigkeit von 4,5 m im mittleren Teil (Teufe 8,5 – 13,O m) des Profils. Leider war eine horizontierte Aufsammlung innerhalb der Fundschicht nicht möglich, da wegen des raschen Fortschritts der Baumaßnahme nur eine Notbergung, großenteils von Haldenmaterial, vorgenommen werden konnte.

Die älteste zum Vergleich mit *Aphanius* sp. 1 herangezogene *Aphanius*-Art, *A. germaniae* WEILER 1963, ist nur aus untermiozänen Ablagerungen des Oberrheintalgrabens und Neuwieder Beckens bekannt geworden, und zwar nur als Otolithen. WEILER (1963) führt *Aphanius germaniae* aus Corbiculaschichten, Oberen Hydrobienschichten und den Frankfurter Landschneckenmergeln an. Alter und biostratigraphische Gliederung dieser Ablagerungen sind in der Folgezeit unterschiedlich gehandhabt worden. Eine kritische Wertung von *A. germaniae* wird durch MALZ (1978: 459) vorgenommen, wobei der Autor zur Ansicht gelangt, daß es sich möglicherweise um eine Sammelart handle und daß die beiden Fundpunkte in den „Corbiculaschichten" aufgrund der Mikrofauna auch den Oberen Hydrobienschichten (neuerer Untergliederung) zugeordnet werden könnten. Sicher belegt ist die Art demnach nur in den Oberen Hydrobienschichten (Häufigkeitsmaximum) und im Landschneckenmergel. BEST (1976) führt, basierend auf WIESNER (1970), eine sehr detaillierte feinstratigraphische Gliederung der Hydrobienschichten durch, stellt (S. 128, Tab. 4) die verschiedenen Einstufungen des Jungtertiärs im nördlichen Graben und Mainzer Becken gegenüber, ordnet (S. 123, Taf. 5) die Hydrobienschichten noch dem Aquitanium zu, den Landschneckenmergel bereits dem Burdigalium, während GAUDANT & REICHENBACHER (1998: 239, Tab.1) bereits erstere ins Burdigalium stellen. Obwohl die Altersfrage bis heute nicht gelöst ist, sprechen die Säugetierfunde nach HEISSIG (mdl. Mitt. vom 2.3.1999) doch eher für Aquitanium. Eine Einschleppung von *A. germaniae* in den Riessee, als potentieller Vorläufer des Wemdinger *Aphanius* sp. 1, scheidet demnach schon wegen des verschiedenen Alters mit hoher Wahrscheinlichkeit aus.

Aphanius chios MALZ 1978 wird aus den Nenitaschichten der Insel Chios (Griechenland, Ägäis), die dem Neogen, eventuell Sarmatium, zugeordnet werden können, erstbeschrieben, auch er nur in Gestalt von Otolithen. Zwar wäre hier die zeitliche Koinzidenz besser, doch sprechen morphologische Unterschiede (S. 57), die limnische Begleitfauna (vgl. MALZ 1978: 458) und die große Entfernung gegen irgendwelche Zusammenhänge. Die übrigen *Aphanius*-Arten, *A. italicus* GAUDANT 1978 aus dem Messinium von Gabbro (Toscana, Italien) und der rezente *A. chantrei* (GAILLARD 1895) sind jünger.

Es stellt sich nun die Frage, wo die ursprünglichen Wurzeln von *Aphanius* sp. 1 aus dem Riessee zu suchen sind. Auf jeden Fall muß er durch Einschleppung (Vögel usw) von außen her in den See gelangt sein. Denn durch den Impakt wurde alles pflanzliche und tierische Leben im Ries und seiner Umgebung schlagartig ausgelöscht und konnte erst später ganz allmählich wieder von außen her das Gebiet, jetzt mit Kratersee und umgebenden Trümmermassen, zurückerobern. Ob *Aphanius* sp. 1 eine brackwasserverträgliche Süßwasserart war, oder aber auf Brackwasser angewiesen, ist nicht ganz zu klären, doch spricht die Begleitfauna der Fundschicht, mit u.a. dem Brackwasserzeiger *„Cypris" risgoviensis* SIEBER 1905 (vgl. BOLTEN et al 1976: 88 ff) eher für letzteres. In diesem Falle käme nur ein Tertiärbecken in Frage, in dem zur Zeit des Badeniums eine wenigstens zeitweise brackische bis marine Sedimentation herrschte. Das Molassebecken zwischen der Schweiz (Genf) im SW und St. Pölten im E scheidet aus: hier verschwand mit den Kirchberger Schichten (Ottnangium) das Meer für immer, und ab da wurde bis zum Abschluß der Molassesedimentation im frühen Obermiozän (Pannonium) die nur noch rein limnofluviatile OSM abgelagert.

Weiter östlich aber, schon zwischen St. Pölten und Wien, vor allem aber vom ganzen Alpenostrand an, wurden während des Badeniums marine (randlich auch brackische) Sedimente abgelagert. Hier haben möglicherweise die Vorfahren des Wemdinger *Aphanius* gelebt. Hierfür spräche auch die Verbreitung heutiger *Aphanius*-Arten: vom westlichen Mittelmeergebiet bis nach Pakistan, schwerpunktmäßig im Osten (vgl. MALZ 1978: 443-444, STERBA 1990: 564 f, Abb. 411). Die Mikroflora des Riessees gibt einen weiteren Hinweis: SCHAUDERNA (1983: 174) konnte enge Beziehungen zwischen der brackisch-marinen Diatomeenflora von Ost-Mitteleuropa (Tschechische und Slowakische Republik, Ungarn, Rumänien) und den Diatomeen brackischer Riessee-Sedimente aufzeigen.

Im Nordwesten befindet sich in vergleichbarer Entfernung vom Ries wie Wien der Tertiär-Ablagerungsraum der Niederrheinischen Bucht, in der auch während des Badeniums (Reinbeckium-Langfeldium der Gliederung für das Nordseegebiet) marine Verhältnisse herrschten. Doch ist fraglich, ob die wärmebedürftige Gattung *Aphanius* jemals den kühlen Nordseeraum besiedelt hat.

Eine weitere Möglichkeit wäre eine Herkunft aus dem Rhone- und Saonebecken, das im Südwesten des Rieses gelegen ebensoweit wie die bisher genannten entfernt ist. Ab dem Burdigalium herrschten marine Verhältnisse, bis es im älteren „Pliozän"= Obermiozän der heutigen Gliederung, zur Aussüßung kam (vgl. THENIUS 1959: 62-63).

Solange die Kenntnis fossiler *Aphanius*-Arten gegenüber dem bei NOLF (1985) dokumentierten Stand nicht wesentlich zugenommen hat, können zur Herkunft des Wemdinger *Aphanius* keine näheren Angaben gemacht werden. Da nicht auszuschließen ist, daß der Vorläufer ursprünglich ein Süßwasserbewohner war und erst nach seiner Einschleppung in den Riessee sich an die dortigen Verhältnisse angepaßt hat, wäre auch als nächstliegende Möglichkeit der Herkunft an das dem Ries im Süden vorgelagerte Molassebecken zu denken, in dem zur Zeit der OSM allerdings fluviatile Sedimentation vorherrschte und größere stehende Gewässer (z. B. Altwasserseen) seltener waren.

Paläoökologie

Der Wemdinger *Aphanius* sp. 1 lebte im jungtertiären Riessee, der unmittelbar nach dem Impakt entstand und dessen Zeitdauer nach neueren Ansichten (vgl. SCHAUDERNA 1983) ca. 1 Mio. Jahre betrug. Seine Sedimente lassen auf litho- wie biofazieller Basis eine Gliederung in 4 Abschnitte zu (vgl. JANKOWSKI 1977 usw), deren Diatomeenflora SCHAUDERNA (1983) bearbeitet hat und dabei zu einer sehr exakten Rekonstruktion der ökologischen Verhältnisse gelangte. Während des ersten Abschnitts, lithofaziell durch umgelagertes suevitisches Material gekennzeichnet, gab es noch keine kontinuierliche Wasserbedeckung, d.h. der See bestand immer nur zeitweise. Anspruchsvollere Wasserorganismen konnten damals in dem periodischen See noch nicht leben. Nur die besonders anpassungsfähigen Diatomeen waren in der Lage, ihn immer wieder in kürzester Zeit zu besiedeln. In der Forschungsbohrung Nördlingen 1973 liegt dieser unterste Abschnitt zwischen 314 und 262 m Teufe. Ab 262 m Teufe beginnt mit dem Abschnitt II die (nahezu) kontinuierliche, nur noch durch gelegentliches Trockenfallen unterbrochene Wasserbedeckung des Seebodens. Liefermaterial für die jetzt tonigen bis karbonatischen Sedimente waren die umgebenden Riestrümmermassen. Mit der Basis dieses Abschnitts, in dem erstmals feinlaminierte Tonsteine erscheinen, lassen sich auch die Gesteine der Wemdinger Fundschicht korrelieren (vgl. SCHAUDERNA 1983: 154). Erstmals zu dieser Zeit konnten auch höher entwickelte Wasserbewohner, darunter *Apanius* sp. 1, den Riessee besiedeln.

Mit den ökologischen Verhältnissen und der Entstehung der Fundschicht haben sich vor allem BOLTEN, GALL & JUNG (1976) sowie GALL & JUNG (1979) näher beschäftigt. Die Wassertiefe war demnach sehr gering. GALL & JUNG (1979) nehmen weniger als 10 m, am wahrscheinlichsten 2–4 m an. Zu Werten um 2 m gelangt auch BOLTEN (1977: 193) aufgrund einer ausführlichen biofaziellen Analyse für den gesamten Riessee. Dieser war zur Zeit der Wemdinger Fundschicht, wie überhaupt die längste Zeit seines Bestehens, brackisch, allerdings mit einer von „normalem" Brackwasser mariner Abkunft sehr verschiedenen Zusammensetzung: Anreicherung von Alkali- und Erdalkali- sowie Karbonat-, Bikarbonat- und Sulfat-Ionen. Sie stammen aus Gesteinen (Riestrümmermassen) des Einzugsgebietes und wurden durch Eindunstung während der Trockenzeiten eines trocken-warmen subtropischen Klimas, das dem heutigen Mittelmeerklima ähnlich war, im See angereichert. Salzvorkommen in den Trümmergesteinen, von denen man den Salzgehalt des Riessees in erster Näherung ableiten könnte, fehlen. Wie GALL & JUNG (1976: 84 ff) hervorheben, braucht der Gehalt des Seewassers an genannten Ionen nicht sehr hoch gewesen zu sein, um physiologisch den Effekt eines Brackwassers hervorzurufen. Belege für eine Sedimentation der Wemdinger Fundschicht im Brackwasser sind unter den Pflanzen vor allem Steinkerne der Brackwasserpflanze *Ruppia* bzw der nahe verwandten Gattung *Limnocarpus*, eventuell auch Früchte der dem rezenten Schneidried *Cladium mariscus* (L.) POHL verwandten Gattung *Cladiocarya*, unter den tierischen Bewohnern vor allem die in Unmengen verbreitete Riessees-Ostracodenart „*Cypris*" *risgoviensis* SIEBER, daneben Odonaten-Larven und die Fische (vgl. BOLTEN et al. 1976, BOLTEN 1977: 188 ff, GALL & JUNG 1979: 14). Das Fehlen der für den Riessee bezeichnenden Brackwasser-Schnecke *Hydrobia trochulus* SANDBERGER wird von BOLTEN et al (1976: 88) auf die Lebensbedingungen im Bereich der tonigen Seebeckenfazies zurückgeführt, die für die auf klares Wasser angewiesene Art viel ungünstiger als im Bereich der Travertine der Rand- und Schwellenfazies waren. Die in wenigen Exemplaren gefundene Süßwasserschnecke *Gyraulus* könnte als Hinweis auf limnische Verhältnisse, wenigstens zeitweise, angesehen werden (vgl. BOLTEN et al. 1976: 90), jedoch ist zu bedenken, daß rezente Vertreter der Art auch in schwach brackischem Wasser leben können (vgl. BOLTEN 1977: 194 ff). Sehr bezeichnend für die Wemdinger Fundschicht – wie für die Riesee-Beckenfazies überhaupt – ist die Feinlamellierung

der Seetone: Wechsel von Tonen und Kalkmergel-Areniten, 20–60 Paare je cm. Sie wird seit Weber (1941: 134) auf jahreszeitliche Klimarhythmen zurückgeführt, wobei die Tone verstärkter Sedimentation während der Regenzeiten, die Kalke starker Eindunstung in den Trockenzeiten zuzuordnen seien. Daß der Riessee wenigstens zeitweise vollständig eingetrocknete, zeigen u.a. Trockenrisse in der Wemdinger Fundschicht (vgl. Bolten et al. 1976: 78). Zwar haben die Seetone der Fundschicht selbst keine Diatomeen geliefert. Jedoch konnte Schauderna (1983: 164 ff) an anderen, diatomeenführenden Riessee-Feinrhythmiten zeigen, daß die Verhältnisse entgegengesetzt waren. So enthalten die Tone vor allem Bodendiatomeen, die höhere Salzkonzentrationnen ertragen können und sogar kurzfristiges Austrocknen aushalten, während die hellen Kalkmergelarenite fast nur aus Resten planktonischer Formen bestehen, die auf einen höheren Seespiegel hinweisen. Zu derselben Ansicht gelangte Schauderna (s.o.) auch anhand der Untersuchung des Gehalts an Sr, welches bevorzugt in den Tonen angereichert ist und auf stärkere Eindunstung hinweist (vgl. Jankowski 1977: 28 f). Zwar gelten die Befunde zunächst nur für die Seetone der Forschungsbohrung Nördlingen 1973, Teufe 150–123 m, die einem jüngeren Riesee-Abschnitt als die Wemdinger Fundschicht entsprechen, doch können sie unter Vorbehalt auch auf letztere übertragen werden. Bei Annahme eines subtropischen Mittelmeerklimas für die Zeit des Riessees wären die Tone dann während der sommerlichen Trockenzeit, die Kalkmergelarenite während der kurzen winterlichen Regenzeit abgelagert worden, falls nicht kompliziertere Verhältnisse mit 2-maligen Wechsel/Jahr vorliegen.

Zu den auf Brackwasser hinweisenden Organismen der Wemdinger Fundschicht gehören nun auch die zahlreichen Larven und Jungfische von *Aphanius* sp.1. Rezente Vertreter von *Aphanius* leben nach Sterba (1990: 564 f) innerhalb ihres Verbreitungsgebietes, das vom Mittelmeer bis zum Roten Meer, Persischen Golf und Pakistan reicht, in Quellen, Sümpfen, Tümpeln, Seen und Lagunen, teilweise direkt mit dem Meer in Verbindung, in Süß-, Brack- oder Meerwasser, oft mit einem hohen Anteil an Mg, wie er auch für den Riessee bezeichnend war. Manche Vertreter leben in Wasser mit einem wesentlich höheren Salzgehalt als das Meer (Sterba 1990: 428). *Aphanius* gehört nach Sterba (1990: 429, 565) zu den nichtannuellen Haftlaichern: er setzt seine Eier an Pflanzen ab, und zwar kontinuierlich, ohne an bestimmte Laichzeiten gebunden zu sein, vom Zeitpunkt der Geschlechtsreife bis zum Tod. Haftlaicher leben vorwiegend in Gewässern, die auch während der Trockenzeiten noch Wasser führen. Sie können einen oder mehrere Jahreszyklen überleben, ihre Embryonalentwicklung ist dem Jahreszyklus nicht oder nur wenig angepaßt. Die Jungfische (Larven) schlüpfen nach etwa 10–20 Tagen und werden nach etwa 6 Monaten geschlechtsreif. Das Auftreten von *Aphanius* sp. 1 in den Wemdinger Riesseeschichten läßt sich mit dem Verhalten rezenter Arten sehr gut vereinbaren. Abgesehen von einzelnen Austrocknungsphasen war auch in Trockenzeiten noch Wasser vorhanden. An einen stetigen Wechsel des Salzgehaltes, wie er für die Wemdinger Fundschicht angenommen werden muß, war *Aphanius* sp. 1 wie auch die rezenten Vertreter gut angepaßt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien weisen auf eine nicht jahreszeitgebundene, ± kontinuierliche Eiablage hin, wie es für nichtannuelle Fische bezeichnend ist. Hervorgehoben werden muß auch das massenhafte Auftreten, das – wie bei den rezenten *Aphanius*-Arten – auf ganze Schwärme der kleinen Fische schließen läßt.

Für die Entstehung der jungtertiären Fossil-Lagerstätte Wemding haben Gall & Jung (1979) eine sehr plausible Hypothese aufgestellt, die grundsätzlich noch heute gültig ist. Sie nehmen Aufwühlung von H_2S-führendem Tiefenwasser des flachen euxinischen Riessees durch Gewitterstürme an, wodurch es zu einem Massensterben aller Wasserbewohner durch Vergiftung und zum Tod zahlreicher Insekten durch Ertrinken kam. In der „Wemdinger Bucht" am Ostrand des Sees, die entsprechend ihrer Lage bei den von Westen heranziehenden Gewittern den größten Wellengang zeigte – vergleichbar etwa mit dem Ostufer des heutigen

Chiemsees – mußten sich solche Ereignisse besonders verheerend auswirken. Daß sie sicher nicht nur einmal auftraten, kann auch die Mächtigkeit der Fundschicht (4,5 m) erklären. Sie besteht aus 20–40 Wechselfolgen von hellen und dunklen Lamellen je cm, im Mittel also 30, was bei Annahme eines Wechsels von jährlichen Regen- und Trockenzeiten im Verhältnis von 1:1 zu einer gesamten Bildungsdauer von fast 15000 Jahren (bei Annahme von 2 Regen- und Trockenzeiten die Hälfte) führt. Mit einer Entstehung der Fossil-Lagerstätte durch Gewitterstürme läßt sich auch gut das Fehlen adulter Tiere von *Aphanius* erklären. Wahrscheinlich wanderten die Schwärme der ausgewachsenen Fische – wenn diese nicht überhaupt mehr einzeln auftraten – in tiefere Bereiche des Riessees ab, wo sie bei Unwettern im Gegensatz zur extrem gefährdeten Wemdinger Bucht besser geschützt waren.

Ein interessantes erdgeschichtliches Analogon zum Auftreten von *Aphanius* sp. 1 im mittelmiozänen Riessee bildet das von *Aphanius germaniae* Weiler in den etwas älteren, noch untermiozänen Hydrobienschichten des Oberrheingebietes und Mainzer Beckens (vgl. S. 57). Hier wie dort gibt es eine tonige, bituminöse, feingeschichtete Beckenfazies, eine Rand- und Schwellenfazies aus Travertinen mit Unmengen von Hydrobien und eine klastische Deltafazies. Auch für das Oberrheingebiet wird starker Wechsel des Salzgehalts mit gelegentlichem Trockenfallen – wenigstens randlich – angenommen. Und der Salzgehalt läßt sich, abgesehen vielleicht von den basalen Cerithienschichten, durch Konzentration der Ionen durch Eindunstung erklären, denn eine Verbindung zum Weltmeer gab es zur Zeit der Hydrobienschichten wohl nicht mehr (vgl. Wiesner 1970, Best 1975, Geyer & Gwinner 1991: 188 ff). Ein gewisser Unterschied zum Riessee besteht allenfalls darin, daß dieser seinen Salzgehalt ausschließlich durch Eindunstung von zufließendem Süßwasser aus der Umgebung bezog, während im Oberrheintal-Gewässer daneben auch Ablaugung älterer Salzlagerstätten (etwa von den oligozänen Salzen des südlichen Oberrheintalgrabens) bzw. ein Rest-Salzgehalt, herrührend von einem hypothetischen Meereseinbruch zur Zeit der Cerithienschichten, zur Erklärung des brackischen Ablagerungsmilieus in Frage kommt.

Schlußfolgerungen

Im Rahmen dieser Arbeit ist es erstmals gelungen, die Entwicklung eines fossilen Vertreters der Gattung *Aphanius* von der frühesten larvalen Zeit bis zum juvenilen Stadium des Fisches kurz vor der Geschlechtsreife zu rekonstruieren. In der frühen Larvenzeit ist das Skelett noch knorpelig ausgebildet, aber die Flossen in ihrem Bau, die bezeichnenden dreispitzigen Zähne und die Otolithen sind schon entwickelt. Während der fortgeschrittenen Larvenzeit, in der das Skelett schrittweise verknöchert, deutet sich erstmals mit den Pigmentflecken (Cutisflecken) die Ausbildung des Schuppenkleids an. Auch der Vitellus-Sack wird jetzt allmählich absorbiert. Die Otolithen machen eine weitere Entwicklung und morphologische Differenzierung durch. Beim juvenilen, aber noch nicht geschlechtsreifen Fisch ist das Skelett entgültig verknöchert und der Vitellus-Sack bis auf Ausnahmen vollständig absorbiert. Die Jungfische müssen sich mit ihren gut mit dreispitzigen Zähnchen bewaffneten Kiefern ihre zumeist tierische Nahrung, kleine Crustaceen (Ostracoden), Gastropodenbrut, Insektenlarven usw, selber suchen. Adulte Fische wurden leider nicht gefunden, sie haben sich vermutlich in tieferen, zentralen Bereichen des Riessees aufgehalten, wo sie vor den katastrophalen Ereignissen bei der Entstehung der Wemdinger Fossil-Lagerstätte geschützt waren. Wegen des Fehlens ausgewachsener Exemplare wurde auf die Aufstellung einer – wohl anzunehmenden – endemischen neuen Art verzichtet und die offene Nomenklatur gewählt.

Aphanius sp. 1 hat – wie auch die rezenten Vertreter der Art – in einem sehr seichten Gewässer gelebt, dem mittelmiozänen Riessee, der lange Zeit vom Gewässernetz der weiteren Umge-

bung abgeschlossen war und keinen Abfluß besaß. Durch Eindunstung des von der unmittelbaren Umgebung zufließenden, Mineralstoffe führenden Süßwassers kam es zu einer Verbrackung mit jahreszeitlich und periodisch stark wechselndem Salzgehalt, Verhältnisse, die von *Aphanius* sp. 1 ebenso wie auch von rezenten Vertretern des Genus gut ertragen wurden. In die bisherigen Vorstellungen von den ökologischen Verhältnissen im Riessee fügt er sich gut ein. Auch die bisherigen Vorstellungen von der Genese der Wemdinger Fossillagerstätte, nämlich durch wiederholte, das H_2S-verseuchte Tiefenwasser des euxinischen Sees aufwühlende Unwetter mit Stürmen und Starkregen als Begleiterscheinungen, werden durch *Aphanius* sp. 1 in der Wemdinger Fundschicht gestützt. Bemerkenswert sind erdgeschichtliche Analogien zwischen den untermiozänen Hydrobienschichten des Oberrhein-Grabens und dem etwas jüngeren, mittelmiozänen Riessee.

Dank

Wir bedanken uns an erster Stelle beim stellvertretenden Leiter der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie,München, Herrn Dr. P. Wellnhofer, dafür, daß er uns das in Besitz der BSP befindliche Material von Wemding zur Bearbeitung überlassen hat. Frau Dr. R. Matzke-Karasz fertigte freundlicherweise einige schwierige REM-Aufnahmen von Zähnchen und Otolithen an. Herrn K. Dossow danken wir für die Ausführung der Zeichnungen und Gestaltung der Tafeln, Herrn G. Bergmeier für die Fotoaufnahmen.

Schriftenverzeichnis

Akşiray, F. (1987): Türkiye Deniz Balıkları ve tayin Anahtarı (Türkische Meeresfische und Bestimmungsschlüssel). – 2. Aufl.: 1–811,665 Abb.; Istanbul.

Balon, E. K. (1975): Reproductive guilds of fishes. A proposal and definition. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada, **32**: 821–864; Canada.

Bertin, L. (1958): Écailles et sclérifications dermiques. – Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, T XIII, Fasc. I: 482–504, Abb.289–309; Paris.

Best, G. (1975): Feinstratigraphie der Hydrobien-Schichten (Untermiozän, Mainzer Becken). – Mainzer geowiss. Mitt., **4**: 75–138, 5 Taf., 4 Tab., 18 Abb.; Mainz.

Bolten, R., H.(1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. – Diss. Univ. München: 1–228, I–XXI, 6 Taf., 22 Abb.; München (Fotodruck).

Bolten, R., Gall, H. & Jung, W. (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). – Geol. Bl. NO-Bayern, **26** (2): 75–94; Erlangen.

Demir N. (1992): Ihtiyoloji. – Istanbul Üniv. yayınlarından Sayı 3668, Fen Fak. No. **219**: 1–391, 18 Abb.; Istanbul.

Fach, M. (1937): Zur Genese der Fischschuppe. – Z. Anatomie u. Entwicklungsgesch., **107** (1): 65–67, 4 Abb.; Berlin.

Gall, H. (1971): Obere Süßwassermolasse (Hangendserie) über Rieströmmermassen bei Graisbach (südöstliches Vorries) und ihre Bedeutung für die Landschaftsgeschichte der Schwäbisch-Fränkischen Alb. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **11**: 295–327, 6 Abb.; München.

Gall, H. & Jung, W. (1979): Zur Genese der jungtertiären Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). – Geol. Bl. NO Bayern, **29** (1): 12–25; Erlangen.

Gaudant, J. (1978): L'ichthyofaune des marnes messiniennes des environs de Gabbro (Toscane, Italie): signification paléoécologique. – Géobios, **11** (6): 905–911, Taf.1, Fig. 1–4; Lyon.

Gaudant, J. & Reichenbacher, B. (1998): Skelette der Gattung *Enoplophthalmus* Sauvage 1880 (Teleostei, Osmeridae) mit Otolithen in situ aus dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **210** (2): 237–266, 3 Tab., 8 Abb.; Stuttgart.

Geyer, O., F. & Gwinner, M.,P. (1991): Geologie von Baden-Württemberg. – 4. Aufl.: 1–482 ,26 Tab., 255 Abb.; Stuttgart (E. Schweizerbart).

Hofer, B. (1889): Ueber den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. – Sitzber. Ges. Morph. Physiol., **6**: 103–118; München.

Jankowski, B. (1977): Die Postimpakt-Sedimente in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. – Geologica Bavarica, **75:** 21–36, 5 Abb.; München.

Malz, H. (1978): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an aquitanen Fisch-Otolithen aus dem Untergrund von Frankfurt am Main. – Senck. Leth., **59** (4/6): 441–481; Frankfurt a. Main.

Nolf, D. (1985): Otolithi piscium. – In: Handbook of Paleoichtyology (Ed. Schulze, H.,P.),**10:** 1–145, 81 Abb.; Stuttgart-New York (G.Fischer).

Reichenbacher, B., Böttcher, R., Bracher, H., Doppler, G., Engelhart, W.v., Gregor , H-J., Heissig, K., Heinzmann, E.P.J., Hofmann,F., Kälin, D., Lemcke, K., Luterbacher, H., Martini, E.; Pfeil, F., Reiff, W., Schreiner, A. & Steininger F., F. (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Z. dt. geol. Ges., **149** (1): 127–161, 9 Abb.; Stuttgart.

Schauderna, H. (1983): Die Diatomeenflora aus den miozänen Seeablagerungen im Nördlinger Ries. – Palaeontographica, B, **188** (4–6): 83-193, 27 Taf., 15 Abb., 10 Tab.; Stuttgart.

Sterba, G. (1990): Süßwasserfische der Welt. – 2. Auflage: 1–914, 320 Taf., 599 Abb.; Leipzig, Jena, Berlin (Urania).

Thenius, E. (1959): Teil. 2: Wirbeltierfaunen.– Handbuch der Stratigraphischen Geologie, Bd. 3: Papp A. & Thenius, E.: Tertiär: . – 328, 10 Taf., 32 Tab., 12 Abb.; Stuttgart (F.Enke).

Tortonese, E. (1986): Cyprinodontidae. – In :Whitehead, P. J. P., Bauchot, M.-L., Hureau, J. C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (1986): Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, II: 623-626; Paris.

Weber, E. (1941): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Wemding. – Abh. Naturk. Tiergartenver. Schwaben e. V. Ausburg, geol.-paläontol. Reihe, **3** : 1–248, 15 Abb., 1 geol. Karte; Ausburg.

Weiler, W. (1963): Die Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintals und der Wetterau, unter besonderer Berücksichtigung des Untermiozäns. – Abh. senckenb. naturf. Ges., **504**: 1–75, 2 Taf., 258 Abb., 1 Karte; Frankfurt a. M.

Tafelerläuterungen

Alle Exemplare: höheres Badenium, Baugrube Kläranlage Wemding/Ries

Tafel 1

Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 124, Fisch-Larve, Körperlänge 18 mm.

Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 127, Fisch-Larve, Körperlänge 24 mm.

Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 146, Fisch-Larve, Körperlänge 30 mm.

Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 280, Fisch-Larve, Körperlänge 44 mm. Ot: Otolith in situ (vgl. Taf. 3, Fig. 5).

Fig. 5: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 206, Fisch-Larve, Körperlänge 35 mm.

Tafel 2

Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 114, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.

Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 277, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.

Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 173, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.

Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 203, Schwanz von Fisch-Larve, Caudalteil und Schwanzende (Länge: 18 mm), vergrößert. Siehe auch: Rekonstruktion des Fisches in Abb. 2.

Tafel 3

Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr 1966 XLII 198, nahezu adultes Exemplar, Kopf mit Abdominalteil (part), Länge 20 mm, siehe auch: Rekonstruktion des Fisches in Abb. 2.

Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 157, Rechte Sagitta (L= 0,5 mm, H= 0,3 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 20 mm.

Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 178, Linke Sagitta (L= 1,2 mm, H= 1 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 22 mm.

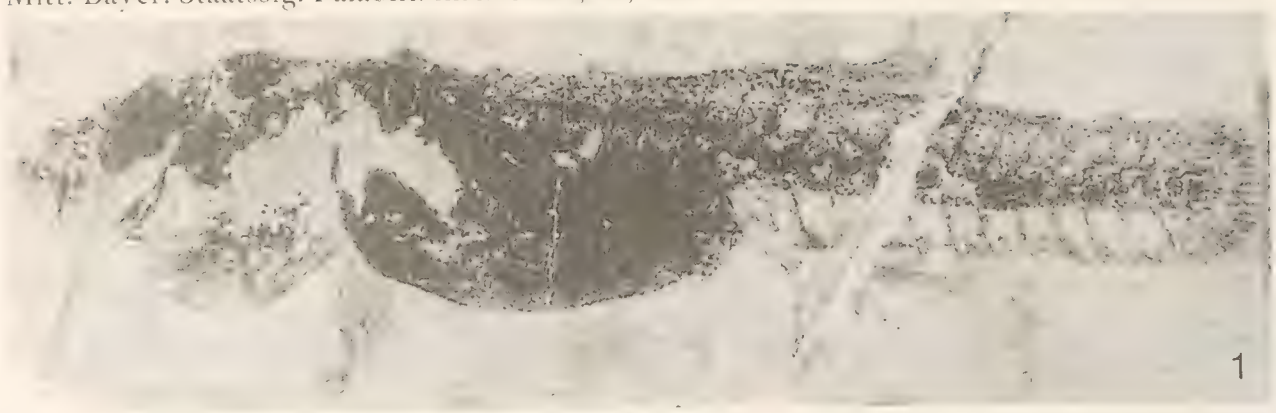
Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 191, Rechte Sagitta (L= 1,1 mm, H= 1mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 23 mm.

Fig. 5: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr 1966 XLII 280, Linke Sagitta (L= 1,1 mm, H= 0,75 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 44mm (vgl. Taf. 1, Fig. 4).

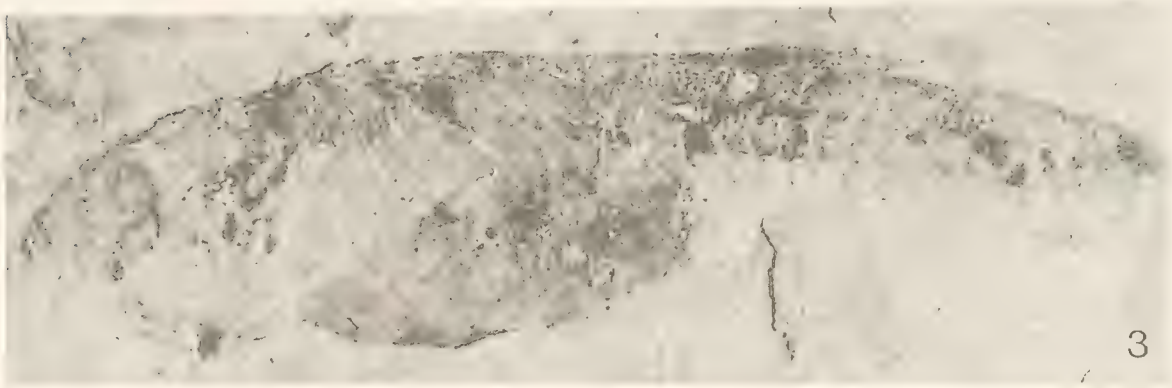
Fig. 6a: *Aphanius mento* (Haeckel 1843), Zool. Staatsslg. M., Inv.-Nr. 23412, Maul mit Zähnen.

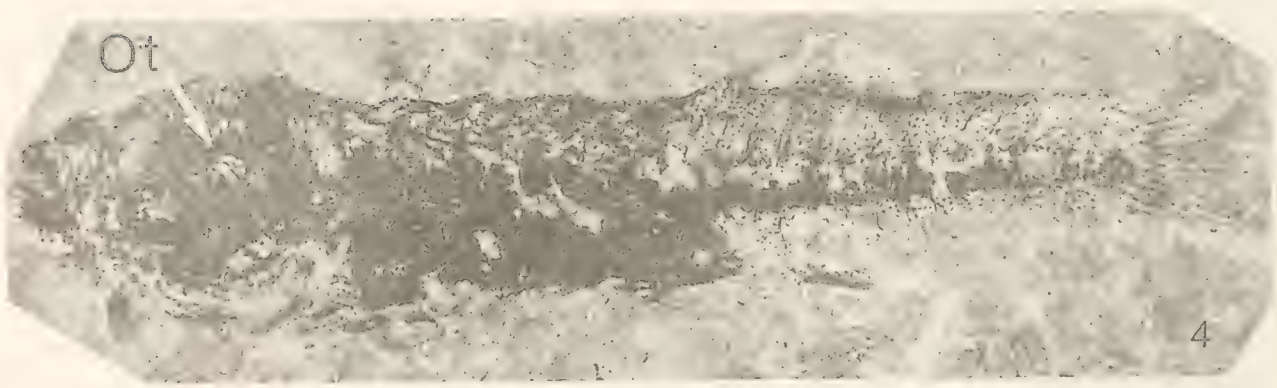
Fig. 6b: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 174, dreispitziger Zahn (Höhe um 0,5 mm).

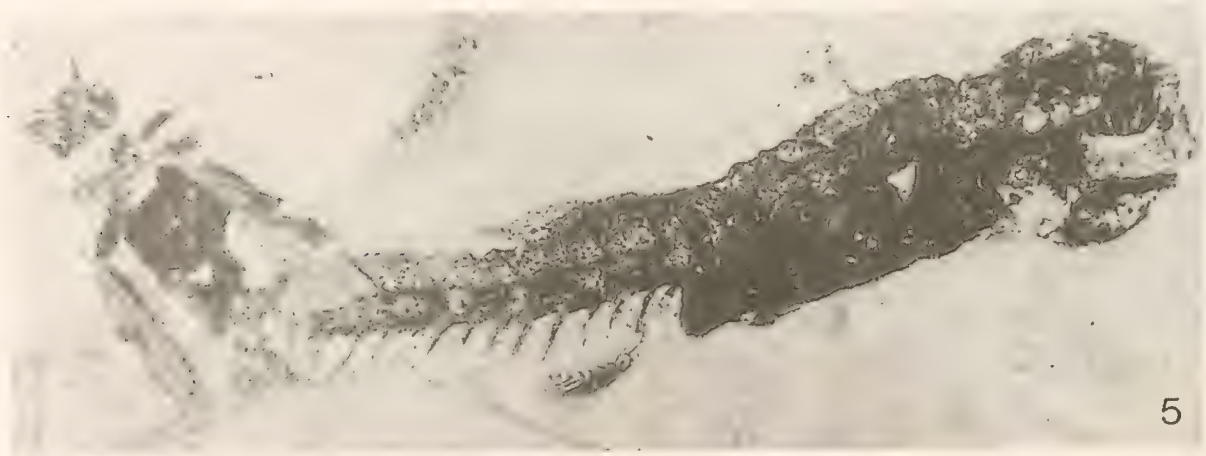
Fig. 7 a,b: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 196, Gaumenbein-Zähne (Höhe um 0,5 mm), von Fischlarve mit Körperlänge (ohne vorderen Teil des Kopfes und Schwanz-Ende) 32 mm.

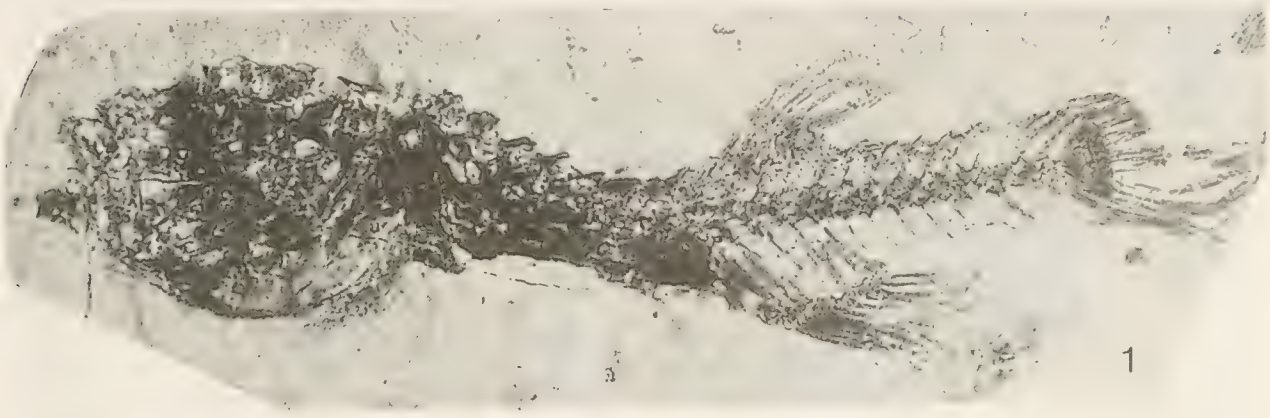

1

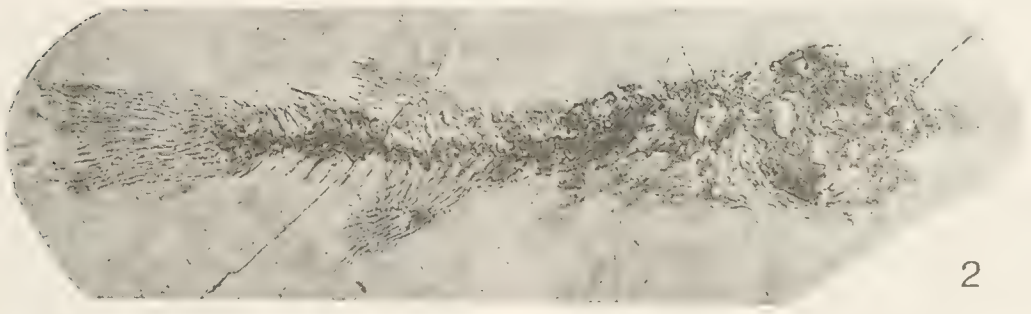
2


3

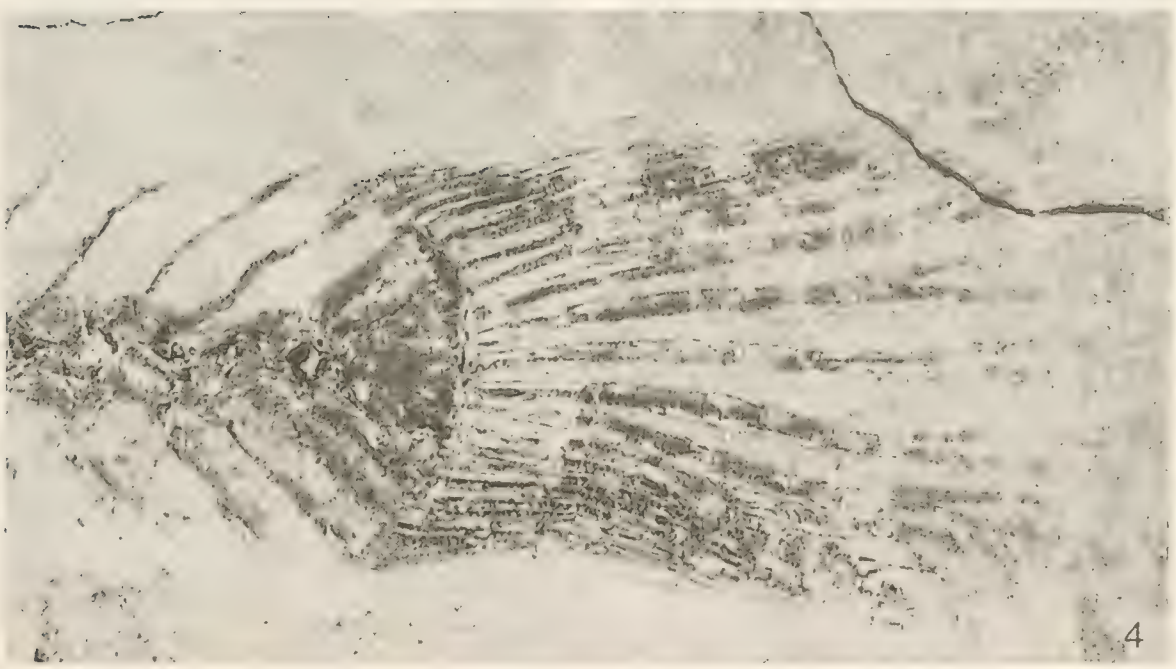

Ot
4


5


1

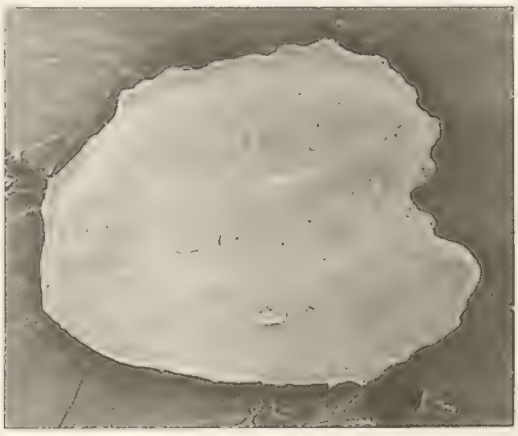

2

3


4

1

2


3

4

5

6a

6b

7a

7b

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	69–83	München, 15. 12. 1999

Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse

Von Torsten Rossmann & Michael W. Maisch *)

Mit 5 Abbildungen und 3 Tabellen

Kurzfassung

Aufgrund einer neu zusammengestellten Datenmatrix diagnostisch-morphologischer Merkmale wird das Mesosaurier-Material der BSP taxonomisch revidiert. Es sind alle drei validen Genera der Mesosauridae, *Mesosaurus*, *Stereosternum* und *Brazilosaurus*, vertreten. Eine geschlossene Temporalregion und Hautstrukturen zwischen den Fingern und Zehen, die sich als Schwimmhäute interpretieren lassen, konnten nachgewiesen werden. Der Holotypus von *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889, ist morphologisch nicht von *Mesosaurus tenuidens* zu trennen und wird in die Synonymie dieser Spezies verwiesen. Die phylogenetische Analyse der Mesosauridae ergibt, daß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mesosaurus* und *Stereosternum* beim gegenwärtigen Kenntnisstand am besten begründet ist. Die Alternativhypothese nächster phylogenetisch-systematischer Verwandtschaft von *Stereosternum* und *Brazilosaurus* ist nicht gänzlich auszuschließen, hingegen scheint ein Schwestergruppenverhältnis von *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* höchst unwahrscheinlich.

Abstract

Based on a new matrix of diagnostic morphological characters, the mesosaurid specimens of the BSP are revised taxonomically. All three valid genera of mesosaurids, *Mesosaurus*, *Stereosternum* and *Brazilosaurus*, are represented. It can be demonstrated, that mesosaurs possess a closed temporal region and skin structures (web) between fingers and toes. The holotype of *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889 is morphologically indistinguishable from *Mesosaurus tenuidens* and consequently referred to that species as a junior subjective synonym. Phylogenetic analysis of the Mesosauridae shows a sister-group relationship between *Mesosaurus* and *Stereosternum* to be the most plausible hypothesis at the present state of knowledge. The alternative of closest phylogenetic-systematic relationship between *Stereosternum* and *Brazilosaurus* cannot be completely excluded, whereas a sister-group relationship between *Mesosaurus* and *Brazilosaurus* is highly improbable.

*) Dr. T. Rossmann, Abteilung für Geowissenschaften, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstraße 13, D-76133 Karlsruhe; Dr. M. W. Maisch, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen, D-72076 Tübingen.

Einleitung

Mesosaurier sind eine taxonomisch sehr kleine und morphologisch einheitliche Gruppe von Amnioten, die nur aus dem Unteren Perm des südlichen Afrika und östlichen Südamerika bekannt sind. Sie werden in den entsprechenden Horizonten von Südafrika und Brasilien massenhaft gefunden. Belegt sind Mesosaurier-Reste auch aus Namibia (Stromer 1914, Reuning & Huene 1925), Uruguay (Broili in Walther 1911) und Paraguay (Frech 1902). Die taxonomisch-systematische Stellung der Mesosaurier ist noch ungeklärt. Vorgeschlagen wurden eine nähere Verwandtschaft mit Sauropterygiern (Gervais 1865), Rhynchocephalen (Osborn 1903), Ichthyosauriern (Huene 1922), Pelycosauriern (Huene 1941) und den anapsiden Cotylosauriern (Romer 1966). In der phylogenetisch-systematischen Analyse von Laurin & Reisz (1995) erscheinen sie als Schwestergruppe der Reptilia (Eureptilia + Parareptilia) innerhalb der Amniota. Eine sehr viel detailliertere phylogenetisch-systematische Analyse mit klaren Aussagen zur Herkunft und systematischen Stellung der Gruppe ist in Kürze zu erwarten (Modesto, pers. Mitt.).

Bislang sind fünf Gattungen und sieben Arten von Mesosauriern aufgestellt worden: *Mesosaurus tenuidens* Gervais, 1865; *M. pleurogaster* Seeley, 1892; *M. brasiliensis* Mac Gregor, 1908; *Stereosternum tumidum* Cope, 1885; *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889; *Noteosaurus africanus* Broom, 1913 und *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966. *Noteosaurus africanus* ist ein Nomen dubium (Modesto 1996), wie vermutlich auch *M. pleurogaster*. *Mesosaurus brasiliensis* ist nach Oelofson & Araujo (1987) ein jüngeres Synonym von *M. tenuidens*. *Ditrochosaurus capensis* wurde meist als jüngeres Synonym von *M. tenuidens* oder als gesonderte Art, *M. capensis*, geführt. Erstere Auffassung ist, wie unten ausführlich gezeigt, zu bestätigen. Es verbleiben daher drei valide Genera der Mesosauridae, die alle monospezifisch sind: *Mesosaurus tenuidens*, *Stereosternum tumidum* und *Brazilosaurus sanpauloensis*.

Mesosaurier wurden überwiegend als aquatische Lebewesen rekonstruiert (Mac Gregor 1908, Huene 1941, Cox et al. 1989, Maisch 1995). Begründet wurde dies durch die marine Natur der Fundsedimente und Eigenheiten im Bau ihres Skelettes, wie z.B. die pachyostotisch verdickten Rippen und die flossenartige Fußstruktur, die so auch bei anderen aquatischen Tetrapoden auftreten. Eingehende biomechanische und paläoökologische Untersuchungen fehlen bislang zu dieser Gruppe, sind aber in Vorbereitung (Rossmann, Schoch & Maisch in Vorb.).

Eine gewisse Berühmtheit haben die Mesosaurier nicht nur wegen ihrer charakteristischen Skelettmorphologie, sondern besonders durch ihr Verbreitungsgebiet bekommen. So zeigte Du Toit (1927), daß ihr Verbreitungsareal in der Whitehill Shale Formation (Ecca-Group der Karoo-Supergroup) von Südafrika und Namibia (Pickford 1995) und der zeitgleichen Irati-Formation Südostbrasiliens nur mit dem Wandern der Kontinente zu erklären ist. Er stützte damit die Kontinentaldrifttheorie von Alfred Wegener.

Trotz der Fülle an überlieferten Skeletten und Skelettabdrücken sind jedoch noch viele Fragen hinsichtlich Anatomie, Systematik und Lebensweise offen. Viele Sammlungen sind gar nicht oder nur unzureichend bearbeitet. Erkenntnisse der letzten Jahre wurden nur selten registriert, so daß die meisten deutschen Sammlungen eine veraltete Bestimmung der Fundstücke zeigen. Diese Arbeit hat das Ziel, das Mesosaurier-Material der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie (BSP) zu revidieren.

Material und Methoden

Das Mesosaurier-Material der BSP besteht aus 22 Skeletten oder Skelettresten, die einen unterschiedlichen Grad an Vollständigkeit aufweisen. Zwei sehr unterschiedliche Erhaltungstypen, abhängig von der Fazies des einbettenden Sediments, sind vorhanden: a.) Exemplare, die in einem schwarzen bitumenreichen Schiefer (Öl- oder Schwarzschiefer) eingebettet sind; b.) Exemplare, die von hellem Kalkstein umgeben sind. In ersterem ist Knochenmaterial, wenn überhaupt, nur sehr unvollständig und stark zerstört überliefert. Rekonstruktion der Skelette erfolgt hier meist durch Anfertigung von Positivabgüssen. Das Knochenmaterial der Exemplare aus der Kalkfazies ist entweder rotbraun oder weiß gefärbt. Der Schädel ist stets so stark komprimiert, daß die Anatomie im Detail nicht zu klären ist.

Die Maße einzelner Skelettelemente und ganzer Skelettabschnitte sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Nach eigener Bearbeitung von ca. 120 Mesosaurierskeletten ist es möglich, die Unterscheidung von drei Morphotypen, die den klassischen drei Genera *Mesosaurus, Stereosternum* und *Brazilosaurus* entsprechen, anhand eines umfangreichen Satzes kranialer und postkranialer Merkmale vorzunehmen (Tab. 2). Die Gesamtlänge eines unvollständigen Exemplars läßt sich aufgrund von Messungen an vollständigen Skeletten abschätzen: sie beträgt den 20-fachen Wert der Femurlänge. Dadurch, daß der Humerus meist genau so lang wie das Femur ist, kann auch dieser zur Abschätzung der Gesamtlänge genutzt werden. Dies gilt gleichermaßen für alle drei validen Mesosauriden-Genera.

Aufgrund des Datenmaterials wurde eine computergestützte phylogenetische Analyse durchgeführt, die zum Ziel hatte, die Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Mesosauriden darzustellen. Ein Autor (TR) weist darauf hin, daß, seiner Ansicht nach, hiermit keine Aussagen zur Verwandtschaft, sondern allenfalls zu Ähnlichkeiten – bezogen auf die untersuchten Merkmale – getroffen werden können (ausführlich in Herkner 1999).

Das Münchener Material wird im folgenden nach Spezies geordnet und hier chronologisch / numerisch sortiert beschrieben.

Taphonomie

Trotz der Fülle an überlieferten Mesosaurier-Exemplaren gibt es einige sich stets wiederholende und damit charakteristische Einbettungsformen. Die allermeisten Skelette sind dorsoventral eingebettet, sehr selten lateral. Die Vorderextremitäten sind meist gerade in einem Winkel von bis zu 45° zur Körperlängsachse nach posterior gestreckt. Die Hinterextremitäten sind ebenfalls in den allermeisten Fällen nach posterior gerichtet, jedoch angewinkelt. Die Femora bilden mit der Körperlängsachse einen Winkel von 100–135°. Die Zeugopodien sind zu den Femora mit einem nach medial offenen Winkel eingelagert. Die Autopodien schließen sich meist gerade an die Zeugopodien an. Bei beiden Extremitätenpaaren liegt die ulnare bzw. fibulare Seite stets medial. Der Thorakalbereich ist meist artikuliert und gerade. Der Halsbereich ist bei *Stereosternum* und *Brazilosaurus* meist gerade, selten gekrümmt, und dann stets im posterioren Abschnitt am Übergang Hals/ Thorax. Bei *Mesosaurus* ist der Hals häufig stark lordotisch gekrümmt. Die Kalkstein-Exemplare sind im Vergleich zu den Ölschiefer-Exemplaren vollständiger erhalten und überwiegend artikuliert. Wenn Teile des Skelettes fehlen, dann sind dies der distale Bereich des Schwanzes, der Schädel mit oder ohne Hals und die distalen Elemente der Extremitäten. Sehr selten sind vollkommen disartikulierte und dislozierte Exemplare überliefert, die allerdings einen guten Einblick in die Anatomie ansonsten verborgener Strukturen liefern.

Abb. 1: *Mesosaurus tenuidens*. Positivabguß eines Typus-Exemplares von *M. "brasiliensis"* (Mc Gregor, 1908) aus dem American Museum of Natural History. Original ist Hohlform eines Ölschieferstücks. Maßstab = 50 mm.

Beschreibung

Mesosaurus tenuidens Gervais, 1865 (Abb. 1)

BSP 1972 I 92: Irati Formation von Sao Mateus do Sul (Steinbruch des Petrobas), Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett; es fehlen: Schnauzenspitze und distale Schwanzhälfte. Schädel deutlich länger als Hals. Ca. 12 Cervikal- und 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; Carpus mit 2 Carpalia proximalia und 2 Carpalia distalia; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 4 Tarsalia distalia.

BSP 1967 I 16: Irati Formation von Sao Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasilien. Zwei Kalkplatten mit vollständig dislozierten Skelettelementen von einem Individuum. Thorakalrippen pachyostotisch, Haemapophysen nicht pachyostotisch.

BSP 1959 I 477: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, anteriore Rumpfwirbelsäule und Fragment der linken Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge des Fragmentes = 250 mm. Schädelknochen stark komprimiert. Rippen teilweise disartikuliert und isoliert eingebettet. Dichtstehende Zähne maximal 11 mm lang, im anterioren Bereich am längsten; Zahnbasisbreite ist etwa 1/10 – 1/11 der Zahnlänge. Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1959 I 478: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück (Platte und Gegenplatte) mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel und isolierte Zähne erhalten. Keine Suturen sichtbar. Zähne maximal 10 mm lang, im anterioren Bereich am längsten. Zahnformen variieren von spitzkonisch gerade, über lang spitzkonisch mit gebogener Spitze bis langgestreckt S-förmig.

BSP 1959 I 482 (Abb. 2): Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien.

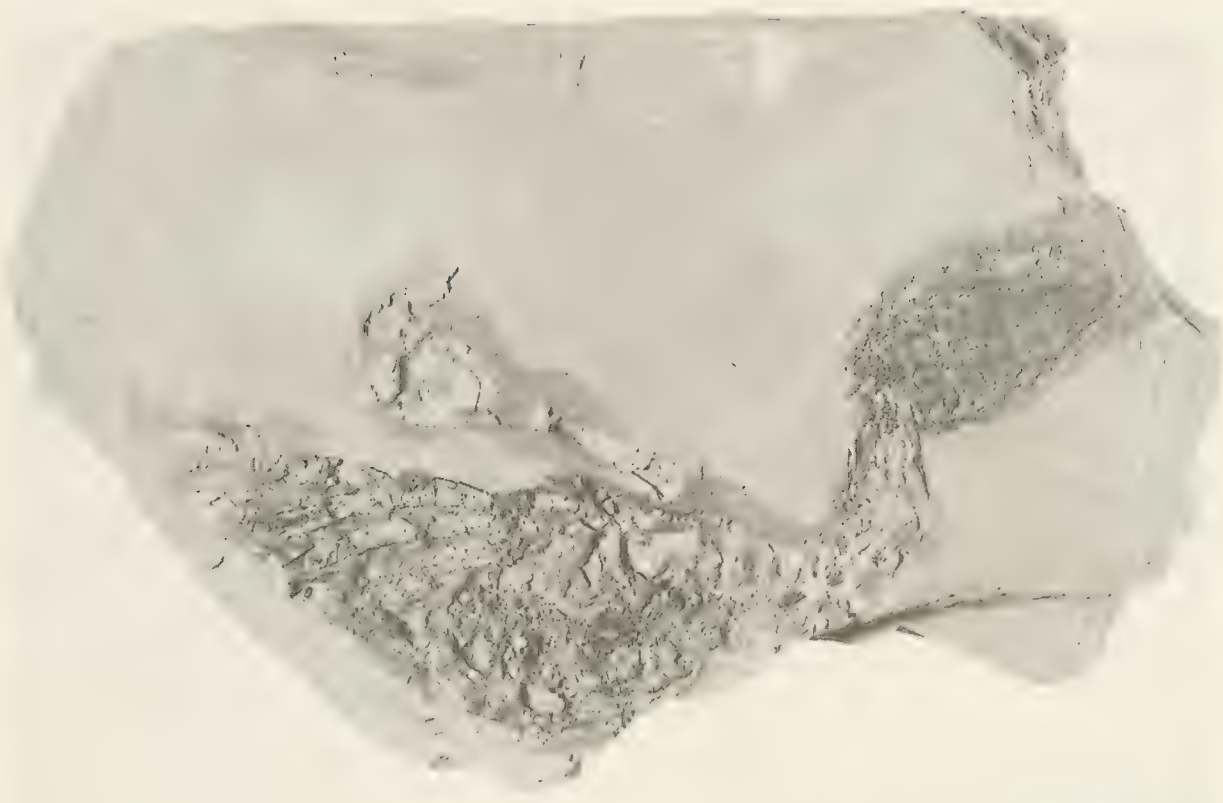


Abb. 2: *Mesosaurus tenuidens*, BSP 1959 I 482. Schädel- und Halsregion, ca × 0,7.

Ölschieferstück (Platte und Gegenplatte) mit teilweiser Knochenerhaltung. Posteriorer Schädelteil, Hals- und Thorakalwirbelsäule, rechter Humerus und linke Hinterextremität erhalten. Gesamtlänge des Fragments = 250 mm. Nares am Schädel sichtbar, postorbitaler Schädelteil unfenestriert. Ca. 12 Cervikal- und mindestens 18 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1958 I 360: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung; Zähne sind erhalten; Schwanz, rechte Vorderextremität, Zeugo- und Autopodium der linken Vorder- und der linken Hinterextremität fehlen. Schädel deutlich länger als Hals; Zähne nadelförmig, mit maximaler Länge von 5 mm im anterioren Schnauzenbereich; 11 oder 12 Cervikal-, ca. 20 Thorakal-, 2 Sakralwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; posteriore Cervikalrippen mit $1^1/_2$ facher Wirbelkörperlänge kurz, spitz endend; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 5 Tarsalia distalia, Tarsale distale V erreicht nur ca. $^1/_4$ der Fläche des nächstgrößeren Tarsale distale III.

BSP 1958 I 361: Irati-Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Schnauzenspitze, distale Schwanzhälfte, Vorderextremitäten und Zeugo- und Autopodien der Hinterextremitäten fehlen. Femora disloziert. Thorakalrippen pachyostotisch. Abdrücke des Gastralrippenkorbes vorhanden.

Stereosternum tumidum Cope, 1885

BSP 1997 I 68 (Abb. 3): Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Kalksteinstück mit rotbrauner Knochenerhaltung. Fast vollständig, nur distaler Schwanzteil fehlt. Gesamtlänge ca. 60 cm. Schädel und Hals annähernd gleichlang; Zähne mit maximal 3 mm Länge klein, stehen mit einem weiteren Abstand voneinander als bei den Exemplaren von *M. tenuidens*; Schnauze horizontal schwach festoniert; ca. 12 Cervikal-, 22 Thorakal-, 2 Sakral- und 41 er-

Abb. 3: *Stereosternum tumidum*, BSP 1997 I 68. Fast vollständiges Skelett, ca. × $^{1}/_{5}$ nat. Gr.

haltene Caudalwirbel; Cervikalrippen überlappend, anterior langgestreckt, spitz endend, posterior kurz keilförmig; ab Caudalwirbel 13 sind nach posterior keine Processus transversi mehr ausgebildet; Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch; Coracoid ungeteilt; linker Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, 6 Tarsalia distalia (2 hintereinanderliegende Knochen auf Höhe von Metatarsale V). Zwischen den Zehen des linken Fußes und der Hand sind Hautabdrücke (? Hautreste) erhalten.

BSP 1988 I 39: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Abguß. Thorax, Cervikal- (10 Wirbel) und anteriore Caudalregion, Hinterextremitäten und linke Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 330 mm. 21 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1982 I 27: Irati-Formation von Sao Paulo, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, Hals, größter Teil des Schwanzes und Autopodien der Extremitäten fehlen. Gesamtlänge des Fragments ca. 25 cm. Einzelne Caudalwirbel liegen isoliert auf der gesamten Platte verstreut. Ca. 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen pachyostotisch; Cervikalrippen langgestreckt, spitz endend, erreichen fast dreifache Wirbelkörperlänge.

BSP 1979 I 37 (Abb. 4): Irati Formation von Itapetininqua, Parana, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit rotbrauner Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett eines juvenilen Tieres, nur distale Schwanzhälfte fehlt. Gesamtlänge ca. 14,5 cm. Bruchzone verläuft durch Thorakalbereich; dadurch fehlen vermutlich einige Thorakalwirbel. Zähne spitzkonisch und gerade (selten mit gebogener Spitze), mit maximal 1,5 mm Länge sehr klein und nicht dichtstehend; Zahnbasislänge erreicht $^{1}/_{3}$ bis $^{1}/_{4}$ der Zahnhöhe; posteriore Zähne senkrechtstehend, anteriore Zähne schräg nach lateral gerichtet; Ober- und Unterkieferzähne beißen auf Lücke. 12 (?13) Cervikal-, mindestens 18 Thorakal- und 2 Sakralwirbel; Neuralbögen der Thorakal-, Sakral- und anterioren Caudalwirbel sind mit kleinen Gruben skulpturiert. Im Bereich von Thorakalwirbel VI - XX sind feine Gastralrippen erhalten: an einem dicken medialen Stab schließt sich

Abb. 4: *Stereosternum tumidum*, BSP 1979 I 37. Skelett eines juvenilen Exemplares. Maßstab = 50 mm.

lateral ein kürzeres, schmaleres Element an. Thorakalrippen nicht pachyostotisch. Knöcherne Tarsalia nicht ausgebildet. Phalangenformel (Fuß): 2.3.4.5.5.

BSP 1975 I 165: Irati Formation von Ceara (50 km südlich von Juazeiro do Norte), NO Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Fast vollständiges Skelett, nur distale Schwanzhälfte fehlt. Im Bereich des Thorax und der anterioren Caudalregion ist der Kalkstein rotbraun gefärbt (? Weichteilabdruck). Schädel und Cervikalregion lateral eingebettet. Zähne fehlen fast vollständig; die wenigen erhaltenen sind maximal 2 mm lang. Phalangenformel (Hand): 2.3.4.5.3., (Fuß): 2.3.4.5.3+. 12 Cervikal-, 23 Thorakal-, 2 Sakral- und mindestens 26 Caudalwirbel. Cervikalrippen langgestreckt, spitz endend, überlappend; nach posterior werden sie kontinuierlich kürzer. Gastralia nicht erhalten. Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch. Posterior von Caudalwirbel X besitzen die Caudalwirbel eine Autotomiesutur. Angebrochener Caudalwirbelkörper IV zeigt keinen durchgehenden Chordakanal. Carpus mit 2 Carpalia proximalia und 4 Carpalia distalia; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, einem Centrale (im Bereich des Tibiale) und 5 Tarsalia distalia.

BSP 1966 I 190: Irati Formation von Arsiteneia, Sao Paulo, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mir rotbrauner Knochenerhaltung. Thorax, Cervikal- und anteriore Caudalregion, rechte Vorderextremität und beide Femora erhalten. Gesamtlänge = 127 mm. 12 Cervikal-, 21 Thorakal- und 2 Sakralwirbel; anteriore Cervikalrippen nadelförmig langgestreckt, Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1962 I 165: Irati Formation von Pirasicaba, Sao Paulo, Brasilien. Ölschieferstück mit Knochenerhaltung. Posteriorer Thorakal- (mit 12 Wirbeln), Sakral- und anteriorer Caudalbereich, sowie eine Hinterextremität erhalten. Rippen größtenteils disartikuliert. Im Caudalbereich ist durchgehender schwarzer Strang vorhanden: ? persistierende Chorda dorsalis. Thorakalrippen und Haemapophysen pachyostotisch.

Brazilosaurus sanpauloensis Shikama & Ozaki, 1966

BSP 1967 I 11: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Thorax und eine Vorderextremität erhalten. Mindestens 18 Thorakalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia und 5 Tarsalia distalia: Tarsale distale V am kleinsten.

BSP 1965 I 130 (Abb. 5): Irati Formation von Parana, Brasilien. Lateral eingebettetes Kalkstein-Exemplar. Schädel, Thorax, Cervikal- und Teil der Caudalregion, beide Vorderextremitäten und rechter Fuß erhalten. Gesamtlänge = 280 mm. Zähne mit maximal 2 mm Länge sehr klein, senkrechtstehend. Anteriore Cervikalrippen langgestreckt nadelförmig,

Abb. 5: *Brazilosaurus sanpauloensis*, BSP 1965 I 130. Maßstab = 50 mm.

überlappend. Posteriorer Cervikalbereich stark gebogen. Gastralrippenkorb im gesamten Thorax ausgebildet. Thorakalrippen nicht pachyostotisch. Carpus mit 2 Carpalia proximalia, einem großen Centrale und 4 Carpalia distalia. Letztere gelenken mit Metacarpale I–IV. Phalangenformel (Hand): 2.3.4.5.4.

BSP 1965 I 131: Irati Formation von Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Schädel, Thorax, Cervikal- und anteriore Caudalregion und fragmentarische rechte Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 275 mm. Zähne nicht erhalten. 14 oder 15 Cervikalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch.

BSP 1964 I 268: Irati Formation von Sao Paulo, Brasilien. Lateral eingebettetes Kalkstein-Exemplar mit weißer Knochenerhaltung. Thorax, anteriore Caudalwirbelsäule, Hinterextremitäten und rechte Vorderextremität erhalten. Gesamtlänge = 300 mm. Beide Hinterextremitäten vom Becken dislozierd. Ca. 20 Thorakalwirbel; Thorakalrippen nicht pachyostotisch; Haemapophysen pachyostotisch; Tarsus mit 2 Tarsalia proximalia, 5 Tarsalia distalia, 1 Centrale (auf Höhe des Tibiale).

Genus et species indet. (*Mesosaurus* oder *Stereosternum*)

BSP 1959 I 479: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit schwarzer Knochenerhaltung. Unvollständiger Thorax (17 Wirbel), 2 Cervikalwirbel und fragmentarische rechte Vorderextremität erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 185 mm. Gastralrippenkorb ausgebildet; Thorakalrippen pachyostotisch, Wirbelkörper intern spongiös strukturiert.

BSP 1959 I 480: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit schwarzer Knochenerhaltung. Thorax, rechter Humerus und linker Femur erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 165 mm. Gastralrippenkorb im gesamten Thoraxbereich; Thorakalrippen pachyostotisch.

BSP 1959 I 481: Irati Formation von Sao Mateus do Sul, Parana, Brasilien. Ölschieferstück mit teilweiser Knochenerhaltung. Thorax und Fragmente der Extremitäten erhalten; Gesamtlänge des Fragmentes = 140 mm. Gastralrippenkorb im gesamten Thoraxbereich; Thorakalrippen pachyostotisch.

Ditrochosaurus capensis Gürich, 1889

BSP 1914 I 504: „Ecca-Stufe" (Whitehill Shale Formation) der Karoo-Formation von Hauptmannshaus, Kabus, Namibia. Ölschieferstück ohne Knochenerhaltung. Artikuliertes postkraniales Skelettfragment (Holotypus): rechte Hinterextremität, posteriore Thorakal-, Becken- und anteriore Caudalregion. Gesamtlänge der erhaltenen Wirbelsäule ca. 115 mm. Knöcherne distale Tarsalia nicht ausgebildet. Thorakalrippen pachyostotisch, Haemapophysen nicht pachyostotisch.

Diskussion

Die geschätzten Gesamtlängen der Münchener Mesosaurier-Exemplare (Tab. 1) liegen weitgehend im Trend der Ergebnisse aus anderen Sammlungen. Sehr selten sind große Individuen von 90 cm Gesamtlänge. Die größten derzeit bekannten Exemplare erreichen eine Länge von 100 bis 110 cm. Das Gros der Exemplare hatte eine Gesamtlänge von 60–80 cm. Die kleinsten bislang gefundenen Individuen sind 20–25 cm lang, vielleicht ein Hinweis auf deren tatsächliche Schlupfgröße. Die Verteilung und der Vergleich zwischen *Mesosaurus* einerseits und *Stereosternum* / *Brazilosaurus* andererseits (Tab. 1), täuscht eine größere maximale Gesamtlänge für *Mesosaurus* vor, was auch Araujo (1976) und Oelofson & Araujo (1983, 1987) beschrieben hatten. Dies kann aber durch ca. 1 m lange Exemplare von *Stereosternum* widerlegt werden (Rossmann, Schoch & Maisch in Vorb.).

Die Unterscheidungsmerkmale der drei Mesosaurier-Gattungen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Diese erlauben somit eine gute Handhabe zur Bestimmung selbst von nur fragmentarisch erhaltenen Resten.

Aufgrund der Ergebnisse von Oelofson & Araujo (1983, 1987), Modesto (1996) und eigenen Untersuchungen (Tab. 2) setzt sich das Münchener Mesosaurier-Material wie folgt zusammen: Von den 22 Exemplaren gehören 7 zu *Mesosaurus tenuidens*, 7 zu *Stereosternum tumidum*, 4 zu *Brazilosaurus sanpauloensis* und 3 entweder zu *M. tenuidens* oder *S. tumidum*. *Ditrochosaurus capensis* (BSP 1914 I 504) besitzt keine diagnostischen Merkmale, die erlauben würden, ihn als eigenständiges Taxon zu begründen. Durch Vergleich mit den drei validen Taxa entfällt *B. sanpauloensis* aufgrund der pachyostotischen Thorakalrippen und *S. tumidum* aufgrund der nicht pachyostotisch verdickten Haemapophysen. Somit ist *Ditrochosaurus capensis* als ein jüngeres subjektives Synonym von *M. tenuidens* zu betrachten.

Die jahrzehntelange Frage nach der Fenestration oder Solidität des postorbitalen (temporalen) Schädelteils läßt, aufgrund von BSP 1959 I 482 (Abb. 2), die Wahrscheinlichkeit des anapsiden, also des nichtfenestrierten Bautyps steigen. Ähnliches vermutet auch Modesto (pers. Mitt.) aufgrund neuer dreidimensional erhaltener Schädelfunde. Dies steht im Widerspruch zu den klassischen Darstellungen von Mac Gregor (1908) und von Huene (1941).

Oelofson & Araujo (1983, 1987) gaben als Richtwert für die Anzahl der Thorakalwirbel von *Mesosaurus* die Zahl 17 an. Dies läßt sich an den hier belegten Fundstücken, wie auch an anderem Sammlungsmaterial, nicht belegen. Stattdessen ist von 19–20 Thorakalwirbeln auszugehen, was gleichermaßen bei *Brazilosaurus* zu finden ist und unter dem Wert für *Stereosternum* liegt.

Tab. 1: Das Mesosaurier-Material der BSP im metrischen Vergleich. Abkürzungen: CL = Cervikalregion-Länge, FL = Femur-Länge, FuL = Fuß-Länge, GL = geschätzte Gesamtlänge, HL = Humerus-Länge, HaL = Hand-Länge, RL = Radius-Länge, SL = Schädellänge, SSL = Schnauzen-Schädellängen-Verhältnis, TL = Thorax-Länge, TiL = Tibia-Länge. Maße in mm, SSL in %.

	SSL	CL	TL	HL	RL	HaL	FL	TiL	FuL	SL	GL
Mesosaurus tenuidens											
BSP 1972 I 92	?	48	137	26	13	17	28	15	40	?	ca. 560
BSP 1967 I 16	-	?	?	?	?	?	45	?	?	-	ca. 900
BSP 1959 I 477	?	?	?	?	20	-	-	-	-	ca. 75	?
BSP 1959 I 478	?	-	-	-	-	-	-	-	-	ca. 75	?
BSP 1958 I 360	ca. 69	ca. 54	?	ca. 31			32	?	?	ca. 80	ca. 640
BSP 1958 I 361	?	?	?	-	-	-	34		-	?	ca. 680
BSP 1958 I 482	?	ca. 60	?	45	-	-	?	26	ca. 40	?	ca. 900
Stereosternum tumidum											
BSP 1997 I 68	ca. 68	62	174	36	17	?	37	23	ca. 50	63	ca. 740
BSP 1988 I 39	-	-	175	37	21	-	37	26	48	-	ca. 740
BSP 1982 I 27	-	34	165	34		-	38	26	-	-	ca. 760
BSP 1979 I 37	ca. 50	27	42	?	?	?	14	9,5	18	24	ca. 280
BSP 1975 I 165	ca. 59	58	170	36	19	25	35	25	49	55	ca. 700
BSP 1966 I 190	-	?	?	33	15	?	-	-	-		ca. 660
BSP 1962 I 165	-	-	-	-	-		38	23	?	-	ca. 740
Brazilosaurus sanpaulocnsis											
BSP 1967 I 11	-		150	30	18	18	-	-	-	-	ca. 600
BSP 1865 I 130	ca. 64	84	?	25	15	17		-	?	42	ca. 500
BSP 1965 I 131	ca. 66	85	110	?	?		33	?		41	ca. 660
BSP 1964 I 268	-			38	20	?	38	24	50	?	ca. 760
Mesosaurus oder *Stereosternum*											
BSP 1959 I 479	-	-	?	46	21	-	-	-	-	-	ca. 920
BSP 1959 I 480		-	165	33	-	-	?	-	-	-	ca. 660
BSP 1959 I 481	-		140	?	?		29	-	-	-	ca. 480
"Ditrochosaurus capensis"											
BSP 1914 I 504	-	-	?			-	25	16	?		ca. 500

BSP 1997 I 68 weist Abdrücke zwischen den Zehen der Vorder- und Hinterextremitäten auf, die sich als Reste von Schwimmhäuten interpretieren lassen. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß die Extremitäten nicht nur passiv, sondern aktiv zur Fortbewegung im Wasser genutzt worden sind (Maisch 1995, Rossmann, Schoch & Maisch in Vorb.).

Tab. 2: Morphologisch-metrischer Vergleich der drei Mesosaurier-Gattungen untereinander.

MESOSAURUS	STEREOSTERNUM	BRAZILOSAURUS
Schädel > Hals	Schädel = Hals	Schädel < Hals
Zähne max. 11 mm lang	Zähne max. 7 mm lang	Zähne max. 2 mm lang
Zähne seitlich (ant) und senkrecht (post) angeordnet, dicht stehend		Zähne senkrecht
12 Cervikalwirbel	12 Cervikalwirbel	15 Cervikalwirbel
19-20 Thorakalwirbel	21-23 Thorakalwirbel	19-20 Thorakalwirbel
Cervikalrippen kurz	Cervikalrippen lang (anterior); kurz (posterior)	
Thorakalrippen pachyost.	Thorakalrippen pachyost.	Thorakalrippen unpachyost.
Haemapophysen unpachyost.	Haemapophysen pachyost.	Haemapophysen pachyost.
Carpus ohne Centrale	Carpus ohne Centrale	Carpus mit Centrale
Tarsus ohne Centrale	Tarsus mit Centrale	Tarsus mit Centrale
?	Manus: 2.3.4.5.3 Pes: 2.3.4.5.5.	Manus: 2.3.4.5.4 Pes: ?

Phylogenie der Mesosauridae

Die, aufgrund eigener Untersuchungen, ermittelte Matrix diagnostisch-morphologischer Merkmale zur Unterscheidung der drei validen Mesosauriden-Genera (Tab. 2) läßt eine phylogenetische Interpretation zu. Ein Außengruppenvergleich mit basalen Synapsiden (nach LAURIN & REISZ 1995 die Schwestergruppe der Mesosauridae + Reptilia) und basalen Reptilien (hier wurden die „Captorhinomorphen" [Protorothyridae, Captorhinidae] als bestbekanntes Taxon gewählt) läßt in allen Fällen eine eindeutige Lesrichtungsentscheidung für die Merkmalszustände in der Innengruppe zu.

Sowohl bei basalen Synapsiden, als auch bei Captorhinomorphen ist der Schädel länger oder maximal vergleichbar lang wie die cervikale Region der Wirbelsäule. *Mesosaurus* und *Stereosternum* verhalten sich hierin also plesiomorph, während die Verlängerung des Halses gegenüber dem Schädel bei *Brazilosaurus* eine Autapomorphie diese Genus darstellt, die nicht zur Klärung phylogenetischer Zusammenhänge beiträgt.

Die Länge der Zähne ist, vor allem im Zusammenhang mit der charakteristischen, nadelartig-schlanken Form, eine potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Mesosaurus*, während sich *Brazilosaurus* plesiomorph verhält. Allen Mesosauriden gemeinsam ist der Verlust der caniniformen Zähne im Maxillare, die sowohl basale Synapsiden als auch Captorhinomorphen kennzeichnen.

Die senkrechte Anordnung der Zähne (im Bezug zu den Kieferästen) ist bei *Brazilosaurus* ebenfalls sicher plesiomorph, die laterad orientierten anterioren Zähne im Ober- und Unterkiefer von *Mesosaurus* und *Stereosternum* sind hingegen potentiell synapomorph für diese beiden Genera.

Die hohe Zahl von mindestens 12 Cervikalwirbeln ist eine weitere Synapomorphie der Mesosauridae. Die hohe Zahl von 15 Cervikalwirbeln bei *Brazilosaurus* stellt eine für die Merkmalsanalyse irrelevante Autapomorphie dar. Basale Synapsiden und Captorhinomorphen besitzen in aller Regel nicht mehr als 5, immer weniger als 10 Cervikalwirbel. Es ist offensichtlich, daß die hohe Zahl der Cervikalwirbel bei *Brazilosaurus* mit der zweiten Autapomorphie dieses Genus, der Verlängerung des Halses im Verhältnis zum Schädel, direkt korreliert ist.

Die Anzahl der Thorakalwirbel ist phylogenetisch sehr schwer zu deuten. Bei basalen Synapsiden und Reptilien sind 20–21 Thorakalwirbel die Regel, wobei es zahlreiche Ausnahmen gibt. Sowohl *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* einerseits mit 19–20 Thorakalwirbeln, als auch *Stereosternum* mit 21–23 Thorakalwirbeln andererseits weichen – in unterschiedlicher Weise – ein wenig vom (häufigsten) Zustand in der Außengruppe ab. Nur hier deutet sich eine sehr schwache potentielle Synapomorphie von *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* an, die jedoch sehr problematisch ist (siehe Diskussion unten).

Die verlängerten anterioren Cervikalrippen sind ein apomorphes Merkmal, welches *Stereosternum* und *Brazilosaurus* teilen. Die Pachyostose der Thorakalrippen ist hingegen eine potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Mesosaurus*. Immerhin ist dieses Merkmal ontogenetisch variabel, zumindest bei *Stereosternum*, wie beispielsweise Exemplar BSP 1979 I 37 zeigt, das bei geringer Körpergröße keine pachyostotische Verdickung der Thorakalrippen aufweist. Es ist daher denkbar, daß der Zustand bei *Brazilosaurus* durch Paedomorphose sekundär erreicht wurde, doch gibt es dafür keine direkten Belege.

Die Pachyostose der Haemapophysen ist eine zweite recht starke potentielle Synapomorphie von *Stereosternum* und *Brazilosaurus*. In der Außengruppe tritt Pachyostose weder in den Thorakalrippen noch in den Haemapophysen auf.

Sowohl *Mesosaurus* als auch *Stereosternum* zeigen kein Carpale centrale, während es bei *Brazilosaurus* wohlossifiziert ist. Andererseits besitzen *Stereosternum* und *Brazilosaurus* ein Tarsale centrale, während dies bei *Mesosaurus* bislang nicht nachgewiesen ist. Das Vorkommen eines Centrale ist im Außengruppenvergleich der plesiomorphe Zustand. Die potentielle Synapomorphie von *Mesosaurus* und *Stereosternum* im Bezug auf den Carpus ist indessen als Reduktionsmerkmal relativ schwach zu bewerten. Die Reduktion der Centralia tritt parallel bei vielen anderen Amniotengruppen auf.

Da die Phalangenformeln bei *Mesosaurus* und *Brazilosaurus* nicht vollständig und zweifelsfrei festgestellt werden konnten, ist dieses Merkmal momentan nicht zur phylogenetischen Analyse zu gebrauchen.

Drei Möglichkeiten der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Mesosauridae sind theoretisch denkbar: a) Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Brazilosaurus*; b) Schwestergruppenverhältnis *Stereosternum* + *Brazilosaurus*; c) Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Stereosternum*.

Die erste Hypothese wird momentan nur durch ein einziges Merkmal gestützt: die übereinstimmende Anzahl von 19–20 Thorakalwirbeln bei beiden Genera. Da es sich um ein Reduktionsmerkmal handelt, zudem maximal um eine Reduktion um 2 Wirbel, ist dieses Merkmal nicht sehr hoch zu bewerten. Außerdem ist die unmittelbare Vorfahrenschaft der Mesosauridae nicht bekannt und es ist durchaus möglich, daß der letzte gemeinsame Vorfahr aller Mesosauriden bereits 19–20 Thorakalwirbel besaß und die Vermehrung bei *Stereosternum* eine sekundäre ist. Nimmt man die Anzahl der Präsakralwirbel als Merkmal, so ergibt sich nämlich für *Mesosaurus* 31–32, *Stereosternum* 33–35, *Brazilosaurus* 34–35. Die hohe Anzahl von mehr als 30 Präsakralwirbeln ist, korreliert mit der hohen Anzahl von Cervikalwirbeln, eine Synapomorphie der Mesosauridae. Die Anzahl der Thorakalwirbel ist indessen, aufgrund der oben angeführten Probleme, ein in der Beurteilung so unsicheres Merkmal, daß es für die computergestützte phylogenetische Analyse nicht verwendet wurde.

Die zweite Hypothese, ein Schwestergruppenverhältnis von *Stereosternum* und *Brazilosaurus*, wird immerhin durch zwei klare und eindeutige Synapomorphien gestützt, nämlich die Verlängerung der anterioren Cervikalrippen und die Pachyostose der Haemapophysen.

Noch weitaus besser begründet erscheint jedoch die dritte Hypothese, ein Schwestergruppenverhältnis von *Mesosaurus* und *Stereosternum*, für das sich gegenwärtig vier Synapomorphien anführen lassen. Die Verlängerung der Zähne zu nadelartigen Komponenten

eines potentiellen Fangreusengebisses, die laterade Orientierung der anterioren Zähne, die Pachyostose der Thorakalrippen und die Reduktion des Carpale centrale. Man mag dafür argumentieren, daß die ersten beiden Merkmale funktionell korreliert sind, doch bedarf dies weitererer funktionsmorphologischer Untersuchungen. Das dritte Merkmal ist ontogenetisch variabel, aber nicht in einem Ausmaß das es für die phylogenetische Analyse unbrauchbar machen würde. Das vierte Merkmal ist, wie erwähnt, ein Reduktionsmerkmal und daher nicht allzu hoch zu bewerten.

In summa ist ein Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus-Stereosternum* derzeit aufgrund der vorliegenden Daten die plausibelste und parsimonischste Hypothese. Die Alternative einer nächsten phylogenetisch-morphologischen Ähnlichkeit zwischen *Stereosternum* und *Brazilosaurus* wird zwar durch weniger (2 versus 4), aber dafür sehr eindeutige Synapomorphien gestützt. Zusätzliche Merkmale können das Bild also durchaus noch zugunsten dieser Hypothese verändern. Geradezu ausgeschlossen scheint hingegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mesosaurus* und *Brazilosaurus*. Für diese Hypothese lassen sich keine eindeutigen potentiellen Synapomorphien finden.

Tab. 3: Daten-Matrix für die phylogenetische Analyse der Mesosauridae. Mit Asterisk gekennzeichnete Taxa sind Außengruppen.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Synapsida*	0	0	0	0	0	0	0	0
Captorhinomorpha*	0	0	0	0	0	0	0	0
Mesosaurus tenuidens	1	1	1	1	0	1	0	1
Stereosternum tumidum	1	1	1	1	1	1	1	1
Brazilosaurus sanpauloensis	1	1	0	0	1	0	1	0

Liste der Merkmale:

1. Weniger als 10 Cervikalwirbel (0) mehr als 10 (1).
2. Caniniforme Maxillarzähne vorhanden (0) fehlen (1).
3. Anteriore Zähne senkrecht zum Kieferrand (0) laterad orientiert (1).
4. Zähne kurz, konisch (0) sehr lang, nadelförmig (1).
5. Anteriore Cervikalrippen kurz (0) verlängert (1).
6. Thorakalrippen nicht pachyostotisch (0) pachyostotisch (1).
7. Hämapophysen nicht pachyostotisch (0) pachyostotisch (1).
8. Mindestens ein Centrale im Carpus ossifiziert (0) Centrale reduziert (1).

Eine computergestützte Analyse der Datenmatrix (Tab. 3) mit dem Programm Hennig86/ TreeGardener ergab einen „most parsimonious tree" mit einem Consistency Index von 0.80 und einem Retention Index von 0.75. Auch die Computeranalyse stützt, wie nicht anders zu erwarten, das Schwestergruppenverhältnis *Mesosaurus* + *Stereosternum*.

Brazilosaurus ist, auch wenn dieses Resultat sich bei weiteren und umfangreichen Analysen bestätigen sollte, in keinem Fall als „primitiver" Mesosauride aufzufassen. Er ist in eine eigene Richtung spezialisiert, wie z. B. die sehr starke Verlängerung des Halses andeutet. Wie die morphologischen Unterschiede innerhalb der Mesosauridae in paläoökologischer und evolutionärer Hinsicht zu bewerten sind, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Dank

Herrn Dr. Peter Wellnhofer (BSP) sei für die Möglichkeit der Bearbeitung des Materials und die gewährleistete Unterstützung herzlich gedankt. Die Abbildungen 2 und 3 wurden dankenswerterweise von Herrn G. Bergmeier (BSP) angefertigt.

Literaturverzeichnis

Auraujo, D. C. (1976): Taxonomia e relacoes dos Proganosauria de Bacia do Parana. – An. Acad. Brasil. Cienc., **48** (1): 91-116, 11 Abb.; Sao Paulo.

Broom, R. (1913): On an new mesosaurian reptile (*Noteosaurus africanus*). – Ann. S. Afr. Mus., **7**: 358–360, 1 Abb.; Cape Town.

Cope, E. D. (1885): A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. – Proc. Am. Phil. Soc., **23**: 7–15, Abb. 1-8, Taf. 1; Philadelphia.

Cox, B, Dixon, D., Gardiner, B. & Savage, R. J. G. (1989): Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. – 312 S.; München (Mosaik Verlag).

Du Toit, A. L. (1927): A geological comparison of South America with South Africa. – Carn. Inst. Publ., **381**: 1–158, 32 Abb.; Washington, D.C..

Frech, F. (1897–1902): Lethaea geognostica oder Beschreibung und Abbildung für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. 1.Theil. Lethaea palaeozoica. Bd. **2**. – 788 S., 35 Taf., 551 Abb., 6 Karten; Stuttgart (Schweizerbart).

Gervais, P. (1865): Du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. – C. R. hebdom. Sci., **60**: 950–955; Paris.

Gürich, G. (1889): *Ditrochosaurus capensis* – ein neuer Mesosaurier aus der Karooformation Südafrikas. – Z. dt. Geol. Ges., **41** (4): 641–652, Taf. 27; Berlin.

Herkner, B. (1999): Über die evolutionäre Entstehung des tetrapoden Lokomotionsapparates der Landwirbeltiere. Ein konstruktionsmorphologisches Transformationsmodell auf evolutionstheoretischer Grundlage. – Carolinea, Beiheft 13: 1–353, 105 Abb.; Karlsruhe.

Huene, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. – Monogr. Geol. Paläont., **1**: 1–114, 22 Taf.; Berlin.

Huene, F. v. (1941): Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. – Palaeontogr., **92**: 45–58, Taf. 7–9; Stuttgart.

Laurin, M. & Reisz, R. R.(1995): A reevaluation of early amniote phylogeny. – Zool. J. Linn. Soc., **113**: 165–223, 9 Abb., 1 Tab.; London.

Mac Gregor, J. H. (1908): On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brasil. – Final Report Com. Est. Minas de Carvào de Pedra do Brazil, **2**: 303–336, 3 Abb., 4 Taf.; Rio de Janeiro.

Maisch, M. W. (1995): Mesosaurier. - In: Westphal, F (Hrsg.): Schwimmsaurier. – Ausstellungskatalog Univ. Tübingen, **24**: 45–50, 3 Abb.; Tübingen.

Modesto, S. P. (1996): *Noteosaurus africanus* Broom is a Nomen Dubium. – J. Vert. Paleont., **16** (1): 172–174, 2 Abb.; Lawrence.

Oelofson, B. & Araujo, D. C. (1983): Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati Sea (Parana basin), South America. – Rev. Brasil. Geocienc., **13** (1): 1–6, 4 Abb.; Sao Paulo.

Oelofson, B. W. & Araujo, D. C. (1987): *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. – S. Afr. J. Sci., **83**: 370–372, 2 Abb.; Cape Town.

Osborn, H. F. (1903): The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. – Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., **1** (8): 451–507, 22 Abb.; New York.

Pickford, M. (1995): Karoo Supergroup palaeontology of Namibia and brief descriptions of a thecodont from Omingonde. – Palaeont. Afr., **32**: 51–66, 12 Abb.; Johannesburg.

Reuning, E. & Huene, F. v. (1925): Fossilführende Karrooschichten im nördlichen Südwestafrika. – N. Jb. Geol. Paläont., Beil.-Bd. **52 B**: 94–122, 1 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

Romer, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. – 469 S., 443 Abb., 4 Taf.; 3rd ed., Chicago, London (Univ. Chicago Press).

Seeley, H. G. (1892): The Mesosauria of South Africa. – Quart. J. Geol. Soc., **48**: 586–604, 5 Abb., Taf. 18; London.

Shikama, T. & Ozaki, H. (1966): On a reptilian skeleton from the Palaeozoic Formation of San Paulo, Brazil. – Trans. Proc. Pal. Soc. Japan, N. S., **64**: 351–358, 2 Abb., Taf. 38, 39; Tokyo.

Stromer, E. (1914): Die ersten fossilen Reptilreste aus Deutsch-Südwestafrika und ihre geologische Bedeutung. – Centralbl. Min., Geol. Paläont., **1914**: 530–541, 2 Abb.; Stuttgart.

Walther, K. (1911): Mitteilungen aus der „seccion Mineralogia y Geologia" des „Instituto de Agronomia" in Montevideo. 1. Über permotriassische Sandsteine und Eruptivgesteine aus dem Norden der Republik Uruguay. – N. Jb. Min., Geol. Paläont., Beil.-Bd. **31**: 575-609, 1 Abb., Taf. 17–23; Stuttgart.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	85–90	München, 15. 12. 1999

Doppelschleichen (Sauria, Amphisbaenidae) aus dem Untermiozän von Stubersheim 3 (Süddeutschland)

Von Madelaine Böhme *)

Mit 2 Abbildungen und 1 Tafel

Abstract

From the Lower Miocene of Stubersheim 3 (MN3) *Palaeoblanus tobieni* and *Blanus antiquus* are described. This is the first contemporary record of both genera or species. For *Blanus antiquus* it is the oldest, for *Palaeoblanus tobieni* the most recent positive occurrence. Later only *P.* cf. *tobieni* occurs in the MN5 of Sandelzhausen. Amphisbaenids from Sansan (Gers, France) are illustrated and likewise placed to *Blanus antiquus*. The genus *Palaeoblanus* is thus common from MP27 to the MN5 in Central Europe, the species *Blanus antiquus* from the MN3 to the upper MN6 in Central and Western Europe.

Zusammenfassung

Aus dem Untermiozän von Stubersheim 3 (MN3) werden *Palaeoblanus tobieni* und *Blanus antiquus* beschrieben. Es ist dies der erste contemporäre Nachweis beider Gattungen bzw. Arten. Für *Blanus antiquus* ist es das älteste, für *Palaeoblanus tobieni* das jüngste sichere Vorkommen, nachdem *P.* cf. *tobieni* auch im MN5 von Sandelzhausen auftritt. Amphisbaeniden-Funde aus Sansan (Gers, Frankreich) werden abgebildet und ebenfalls zu *Blanus antiquus* gestellt. Die Gattung *Palaeoblanus* ist somit von MP27 bis zum MN5 in Mitteleuropa verbreitet, die Art *Blanus antiquus* vom MN3 bis zum oberen MN6 in Mittel- und Westeuropa.

Einleitung

Die Doppelschleichen oder Amphisbaeniden sind eine hoch spezialisierte, an subterrane Lebensweise angepasste Reptiliengruppe, deren phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse bis heute nicht zweifelsfrei geklärt sind. Ursprünglich als eigene Ordnung zwischen die Schlangen und Echsen gestellt (Estes 1981), werden sie nach neueren Untersuchungen innerhalb der Skinkartigen (Scincomorpha) als Schwestergruppe der süd- und mittelamerikanischen Rennechsen (Teidae+Gymnophtalmidae) betrachtet (Schwenck 1988). Lange Zeit war der Fossilnachweis dieser Gruppe in Europa sehr gering. Bei Estes 1981 ist nur eine monotypische Gattung *Omoiotyphlops* Rochebrune 1884 aufgeführt. Da sie sich jedoch auf uncharak-

* Dr. Madelaine Böhme, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München. E.mail: m.boehme@lrz.uni-muenchen.de

teristische Wirbel gründet, ist sie als nomen dubium zu betrachten. Die ältesten Amphisbaeniden Europas stammen aus dem Untereozän von Dormaal (Amphisbaenia inc. sed., HECHT & HOFFSTETTER 1962). Der erste Nachweis der Gattung *Blanus* gelang SCHLEICH 1983 mit *B. antiquus* aus dem süddeutschen Mittelmiozän. Aus dem Untermiozän beschrieb er später (1988) die Gattung *Palaeoblanus* (*P. tobieni*), zu der auch einige oberoligozäne Funde gehören.

Aus Material der untermiozänen (MN3) Spaltenfüllung Stubersheim 3 (bei Geislingen, 25 km nördlich Ulm, Schwäbische Alb) können nun erstmals beide Gattungen an einer Fundstelle nachgewiesen werden. Die beiden vorliegenden Unterkiefer sollen im folgenden abgebildet und beschrieben werden. Außerdem werden Amphisbaeniden aus der mittelmiozänen Lokalität Sansan (Gers, Frankreich) abgebildet und in die Diskussion mit einbezogen.

Die Funde von Stubersheim 3 sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (BSP-Nummern) hinterlegt.

Paläontologischer Teil

Palaeoblanus tobieni SCHLEICH 1988
Abb. 1; Taf. 1, Fig. 1, 2

M a t e r i a l : 1 linkes Dentale, BSP 1980 XXXII 3258

B e s c h r e i b u n g : Die Erhaltung des Dentale ist posterior unvollständig. Der 7. Zahn ist nur fragmentär erhalten, der Coronoidfortsatz fehlt. Die Gesamtlänge des Unterkiefers beträgt 2,5 mm. Der Corpus dentalis wirkt gedrungen. Die Differenzierung bzw. die Heterodontie der Zähne ist nur gering ausgeprägt. Der 1. Zahn ist infolge seiner Größe und Dicke der prominenteste Zahn im Kiefer. Ebenso groß, aber schlanker sind der 2. und 3. Zahn, alle drei sind zugleich nach anterior geneigt. Der 4. Zahn ist kleiner und schlanker als der 5. und 6. Der 7., nur teilweise erhaltene Zahn ist wahrscheinlich wiederum klein. Alle Zähne wirken plump, stumpf und tragen, insbesondere ab dem 3. Zahn, leicht lingual orientierte dorsale Abkauungsfacetten. Es sind drei labiale Foramina entwickelt. Das erste Foramen liegt unterhalb des 1. Zahnes, das zweite unterhalb des 3. und das dritte Foramen unterhalb des Zwischenraumes 5./6. Zahn. Die Größe der Foramina ist vergleichsweise gering. Die Symphyse ist relativ kurz und erstreckt sich nur bis unterhalb des Endes des 1. Zahnes. Der Meckel'sche Kanal ist offen.

V e r g l e i c h e : Der Unterkiefer stimmt in allen Merkmalen, insbesondere in der Größendifferenzierung und Form der Zähne, der Prominenz des 1. Zahnes, der anterioren Ausrichtung

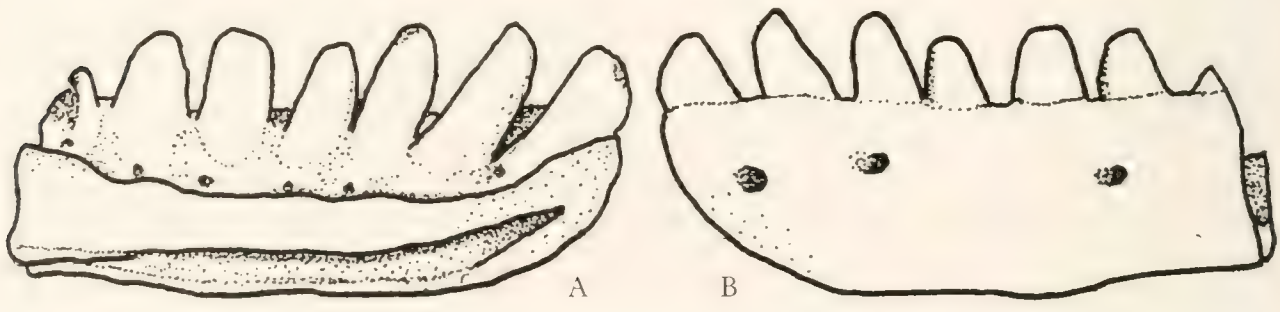


Abb. 1: *Palaeoblanus tobieni* SCHLEICH 1988, (BSP 1980 XXXII 3258) aus Stubersheim 3, linkes Dentale; A: medial, B: lateral. Vergrößert, 30 × nat. Gr.

der ersten drei Zähne, der Abschrägung der Zahnspitzen, der Zahnzahl, der Lage der labialen Foramina und Robustheit des Kiefers mit *Palaeoblanus tobieni* vom Locus typicus Weisenau überein. Unterschiede bestehen nur in der etwas geringeren Größe und den kleineren labialen Foramina beim Stubersheimer Kiefer, was aber u.U. ontogenetische Gründe haben kann. Über eine Zuweisung zu dieser Art kann nach meiner Meinung kein Zweifel bestehen.

Stratigraphische Verbreitung: Untermiozän von Mitteleuropa (MN1 bis MN3), in offener Nomenklatur im basalen Mittelmiozän (MN5). Lokalitäten: Weisenau (MN1), Budenheim (MN2), Stubersheim (MN3), Sandelzhausen (MN5) (nach SCHLEICH 1988, BÖHME in Vorb., BÖHME diese Arbeit).

Blanus antiquus SCHLEICH 1983
Abb. 2; Taf. 1, Fig. 3, 4

Synonym

nv 1984 *Omoiotyphlops gracilis* nov. sp. – ROCEK, Lizards from Dolnice etc.; Taf. 16, Fig. 3–7

Material: 1 rechtes Dentale, BSP 1980 XXXII 3259

Beschreibung: Das Dentale ist posterior unvollständig erhalten und hinter dem 7. Zahn abgebrochen. Seine Gesamtlänge beträgt 2,4 mm. Der Corpus dentalis ist relativ schlank. Die Zähne wirken im Vergleich zu *Palaeoblanus* stärker differenziert, eine Heterodontie ist deutlicher ausgebildet. Sie sind insgesamt weniger robust, ansatzweise konisch, d. h. dorsal leicht zugespitzt. Die Zahnspitze ist besonders ab dem 5. Zahn leicht nach posterior gebogen. Die ersten beiden Zähne sind die kleinsten und schlanksten im Kiefer. Der 1. ist dabei wenig kürzer und dicker als der 2. Zahn. Der 3. Zahn ist der größte, der 4. wiederum klein und schlank, und der 5. Zahn kommt in seiner Gestalt dem 3. nahe. Die Spitze des 6. Zahnes ist abgebrochen, der 7. Zahn ähnelt in Größe und Form dem 4. Ein 8. Zahn war ursprünglich wahrscheinlich vorhanden, da der 7. für einen letzten Zahn zu groß erscheint. Die drei labialen Foramina sind verhältnismäßig weiträumig. Das erste Foramen liegt unterhalb des Zwischenraumes des 1./2. Zahnes, das zweite unterhalb des Zwischenraumes 3./4. Zahn und das dritte Foramen unterhalb des Zwischenraumes des 6./7. Zahnes. Die Öffnungen der Versorgungskanäle an der lingualen Zahnbasis sind verhältnismäßig groß. Die Symphyse ist relativ lang und erstreckt sich bis unterhalb des Endes des 3. Zahnes. Der Meckel'sche Kanal ist offen.

Vergleiche: Der Unterkiefer stimmt in jedem Merkmal mit *Blanus antiquus* aus seinem Locus typicus Goldberg überein (SCHLEICH 1983). Einziger Unterschied gegenüber dem Holotypus ist die Lage des dritten labialen Foramens unter dem Zwischenraum des 6./7. Zahnes und nicht unter dem 6. Dies liegt jedoch innerhalb der Variabilität der Art, da dieses Merkmal bei

Abb. 2: *Blanus antiquus* SCHLEICH 1983, (BSP 1980 XXXII 3259) aus Stubersheim 3, rechtes Dentale; A: medial, B: lateral. Maßstabsbalken 1 mm.

6 von 16 Unterkiefern vom Locus typicus ausgebildet ist (ebenda: 8). Da auch die metrischen Verhältnisse in die Variationsbreite fallen, ist die Zuweisung zu dieser Spezies unstrittig.

Von *Blanus antiquus* lagen mir weiterhin vier Unterkiefer aus Sansan vor (Taf. 1, Fig. 5, 6; BSP 1991 XV 30, Naturhistorisches Museum Naturalis Leiden). Die Lage des dritten labialen Foramens entspricht dabei jener des Holotypus.

Roček (1984) beschreibt aus Dolnice einen neuen Amphisbaeniden unter *Omoiotyphlos gracilis*. Morphologisch sind keine Unterschiede zu *Blanus antiquus* feststellbar. Die etwas geringere Größe eines kompletten Dentale von 3,0 mm gegenüber 3,28 bis 4,91 mm aus Goldberg sollte taxonomisch nicht ins Gewicht fallen. Die Lage des dritten labialen Foramens entspricht jener des Stubersheimer Kiefers. *Omoiotyphlops gracilis* Roček 1984 wird deshalb als jüngeres Synonym zu *Blanus antiquus* Schleich 1983 betrachtet. Nach Estes (1981) ist *Omoiotyphlops* Rochebrune 1884 ein nomen dubium.

Stratigraphische Verbreitung: Höheres Untermiozän bis Mittelmiozän (MN3 bis MN6) von Mittel- und Westeuropa. Lokalitäten: Stubersheim 3 (MN3), Dolnice (MN4), Goldberg (MN6), Sansan (MN6) (nach Schleich 1983, Roček 1984, Böhme diese Arbeit).

Zur stratigraphischen Verbreitung der Gattungen *Blanus* und *Palaeoblanus*

Der Nachweis von *Palaeoblanus tobieni* aus Stubersheim 3 und *Blanus antiquus* aus Stubersheim 3 und Sansan erweitert die Kenntnis zur stratigraphischen Reichweite und geographischen Verbreitung beider Gattungen resp. Arten. *Palaeoblanus* ist in offener Nomenklatur bereits im Oberoligozän Süddeutschlands nachgewiesen (Ehrenstein 7, MP27 und Gaimersheim, MP28) und kommt später mit der Art *tobieni* im Untermiozän des Mainzer Beckens vor (Weisenau, MN1 und Budenheim, MN2; Schleich 1988). Der Fund von Stubersheim 3 erweitert das Auftreten dieser Art bis in das MN3. Hier nicht publiziertes Material aus Sandelzhausen (MN5), welches als *P.* cf. *tobieni* bestimmt wurde (Böhme in Vorb.), zeigt, daß vergleichbare Formen auch noch im basalen Mittelmiozän vorkommen.

Der bisher einzige Nachweis von *Blanus antiquus* stammt aus unmittelbar post-riesischen Sedimenten (MN6) vom Goldberg (Schleich 1983). Der Kiefer von Stubersheim 3 ist nunmehr der älteste seiner Art und der erste direkte Beleg, daß *Palaoblanus* und *Blanus* contemporär auftreten können. Das Vorkommen von *Blanus antiquus* in Sansan ist wiederum der erste Nachweis aus Westeuropa und zeitlich im terminalen MN6 (vgl. Heissig 1997) gleichzeitig auch der jüngste.

Die Gattung *Palaeoblanus* ist somit von MP27 bis MN5, die Art *P. tobieni* von MN1 bis MN3 (cf. MN5) verbreitet. Für die Art *Blanus antiquus* kann als stratigraphische Reichweite MN3 bis oberes MN6 angegeben werden.

Danksagung

Für die Ausleihe bzw. Bereitstellung von *Blanus antiquus*-Material aus Sansan danke ich den Herren Prof. Dr. K. Heissig (München) und Dr. M. Freudenthal (Leiden). Diese Arbeit wurde in dankenswerter Weise durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) finanziell gefördert.

Literaturverzeichnis

Böhme, M. (in Vorb.): The Fish- and Herpetofauna from the Middle Miocene locality of Sandelzhausen.

Estes, R. (1981): Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 10A: Sauria terrestria, Amphisbaenia. 249 S., 69 Abb.; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Hecht, M. & Hoffstetter, R. (1962): Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. – Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belg., **38**; 1–30; Brüssel.

Heissig, K. (1997): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN4 and MN6 from the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. – Actes du Congres BiochroM'97, J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux (Eds.), Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier, **21**: 537–546.

Roček, Z. (1984): Lizards (Reptilia: Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). – Rozpravy Československe Akademie Ved, rada matematickych a prirodnich ved, **94** (1): 69 S.; Prag.

Schleich, H.-H. (1983): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 3. Erstnachweis von Doppelschleichen (*Blanus antiquus* sp. nov.) aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands. – Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, **4** : 1–16; München

Schleich, H.-H. (1988): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 8. *Palaeoblanus tobieni* n. gen., n. sp. – neue Doppelschleichen aus dem Tertiär Deutschlands. – Paläontologische Zeitung, **62** (1/2): 95-105; Stuttgart.

Schwenk, K. (1988): Comparative Morphology of the Lepidosaur Tongue and its Relevance to the Squamate Phylogeny. – In: Estes, R. & Pregill, G. (Ed.): Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, 569–598; Stanford University Press, Stanford California.

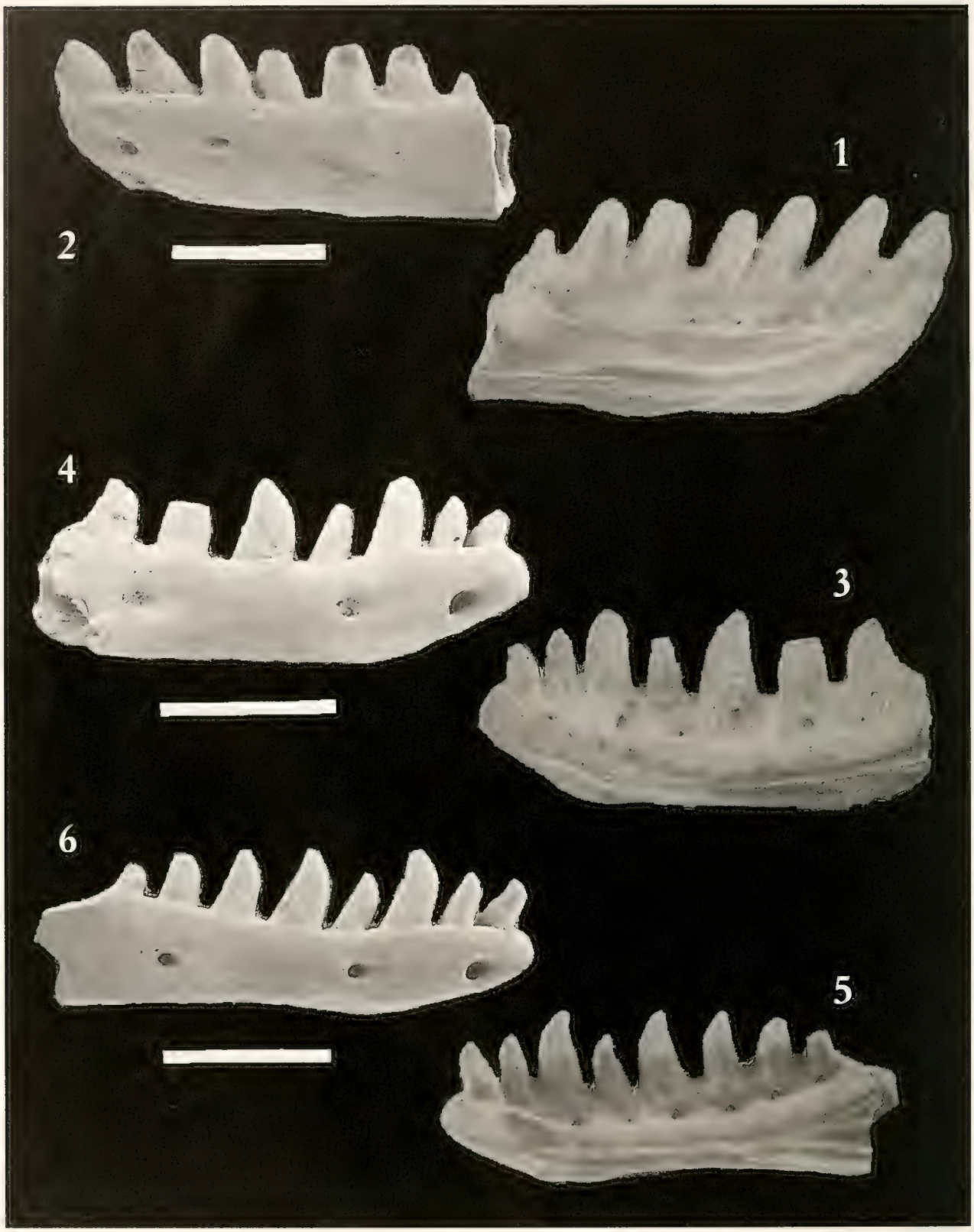
Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1, 2: *Palaeoblanus tobieni* Schleich 1988, (BSP1980 XXXII 3258) aus Stubersheim 3, linkes Dentale; 1: medial, 2: lateral. Maßstabsbalken 1 mm.

Fig. 3, 4: *Blanus antiquus* Schleich 1983, (BSP1980 XXXII 3259) aus Stubersheim 3, rechtes Dentale; 3: medial, 4: lateral. Maßstabsbalken 1 mm.

Fig. 5, 6: *Blanus antiquus* Schleich 1983, (BSP 1991 XV 30) aus Sansan, rechtes Dentale; 5: medial, 6: lateral. Maßstabsbalken 1 mm.



BÖHME, M.: Doppelschleichen **Tafel 1**

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	91–114	München, 15. 12. 1999

Reste höherer Wirbeltiere aus dem Alttertiär des Alpenvorlandes bei Siegsdorf/Oberbayern

Von Robert Darga*, Madelaine Böhme**, Ursula B. Göhlich** & Gertrud E. Rössner**

Mit 4 Abbildungen, 2 Tabellen und 2 Tafeln

Kurzfassung

Erstmals werden Säuger-, Vogel- und Reptilienreste aus den Thalberg-Schichten (Oberstes Unter-Eger, Ober-Oligozän; subalpine Molasse) vom Hochberg nördlich Siegsdorf (Landkreis Traunstein, Oberbayern) und weitere Reptilreste auch aus anderen alttertiären Fundstellen der Gegend um Siegsdorf beschrieben. Alle diese Wirbeltierreste stammen von mehr oder weniger landbezogenen Tieren, die damit die relative Landnähe des Ablagerungen insbesondere im Fall der Thalberg-Schichten bestätigen.

Abstract

For the first time mammal, bird and reptile remains of the Thalberg-Schichten (Uppermost Lower Egerian, Upper Oligocene; Subalpine Molasse) of Mount Hochberg north of Siegsdorf (County of Traunstein, Upper Bavaria) are described. Additionally further reptile remains are studied Lower Tertiary sites in the surroundings of Siegsdorf are studied. All these vertebrate remains belong to more or less land related animals. Especially in the case of the Thalberg-Schichten they support the interpretation as a marine near shore deposit.

Einleitung

1995 schenkte Herr Rudi Schmid, Prien am Chiemsee, dem Naturkunde- und Mammut-Museum Siegsdorf ein großes unpräpariertes Stück eines Schildkrötenpanzers aus den Thalberg-Schichten vom Hochberg bei Siegsdorf. Ein anderer Wirbeltierrest aus den Thalberg-Schichten lagerte bis 1994 unerkannt im Magazin des Heimathauses Traunstein und kam dann als Leihgabe in die Schausammlung des Naturkundemuseums Siegsdorf. Er wurde durch Prof. Dr. Kurt Heißig als Vogelknochen identifiziert. In der Literatur unerwähnt blieb

*) Dr. Robert Darga, Südostbayerisches Naturkunde- und Mammut-Museum Siegsdorf, Auenstraße 2, D-83313 Siegsdorf, Germany, e-mail: mammut@museum-siegsdorf.de

**) Dr. Madelaine Böhme, Dr. Ursula B. Göhlich & Dr. Gertrud E. Rössner, Institut für Paläontologie und Historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München, Germany, e-mail: m.boehme@lrz.uni-muenchen.de, u.goehlich@lrz.uni-muenchen.de, g.roessner@lrz.uni-muenchen.de

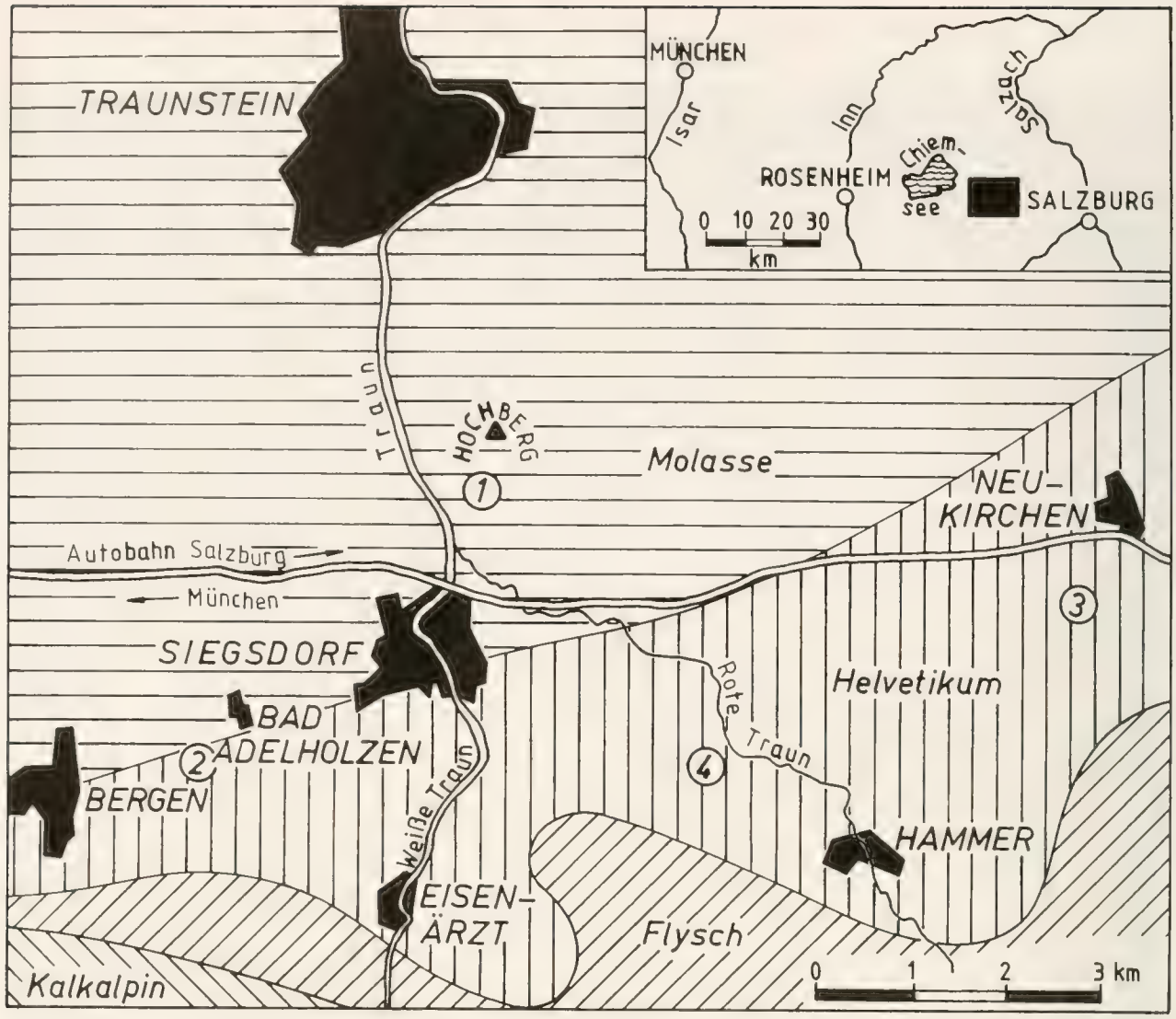


Abb. 1: Geologisch-tektonische Übersicht der Gegend um Siegsdorf mit den Fundstellen der Wirbeltierreste. 1 Thalberggraben. 2 Abfüllanlage Bad Adelholzener Alpenquellen GmbH. 3 Kressenberg. 4 Galongraben.

bisher auch das ebenfalls aus den Thalberg-Schichten stammende und in Siegsdorf ausgestellte Bruchstück einer Seekuhrippe aus der Sammlung Josef Wührl (†). In den umfangreichen, von Foraminiferen und Mollusken dominierten Fossillisten der Fossillagerstätte im Thalberg-Graben (v. a. HAGN & HÖLZL 1952) sind bisher von Wirbeltieren nur Fische aufgeführt. Da sich im Sammlungsmaterial von Otto HÖLZL (†) an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München bisher ebenfalls noch nirgends erwähnte Krokodilpanzerplatten mit Fundortangabe „Thalberggraben" fanden, schien es angebracht, bei den Privatsammlern im Chiemgau anzufragen, ob sich noch weitere Reste höherer Wirbeltiere oder sonstiges bemerkenswertes Material aus den Thalberg-Schichten in deren Sammlungen befindet. Die Anfrage hatte Erfolg: Herr Alois Speckbacher, Nußdorf-Aiging, hatte aus dieser Fundstelle Zähne von Säugetieren in seiner Sammlung, die er zur Bearbeitung zur Verfügung stellte. Eine kurze Zusammenstellung der Funde höherer Wirbeltiere aus den Thalberg-Schichten schien daher angebracht.

Während der Vorbereitungsarbeiten zum Naturkunde- und Mammut- Museum Siegsdorf konnten bei den Erdarbeiten zur Erweiterung der Werksanlagen der Adelholzener Alpenquellen GmbH in Bad Adelholzen eine Vielzahl von Fossilien an der Typlokalität der Adelholzener Schichten (REIS 1896) aufgesammelt werden. Darunter befanden sich auch

Erstnachweise von Schildkröten. Nachdem Herr Jürgen Pollerspöck, Stephansposching, Schildkrötenreste aus den Schönecker Fischschiefern des Galongrabens vorlegte, fiel der Entschluß, in die vorliegende Arbeit auch die Neufunde alttertiärer Schildkrötenreste aus der Umgebung von Siegsdorf mit aufzunehmen.

Abkürzungen naturwissenschaftlicher Sammlungen

BSAP: Bayerische Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie, München
BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München;
LACM: Natural History Museum of Los Angeles County (formerly Los Angeles County Museum);
LPB: Laboratory of Paleontology (University of) Bucuresti;
NKM: Südostbayerisches Naturkunde- und Mammut-Museum Siegsdorf
UCMP: University of California Museum of Paleontology, Berkeley;
USNM: United States National Museum, Washington D.C..

Geologischer Rahmen

Die Fundstellen (Abb. 1) gehören zur Molasse (Thalberg-Graben), zum Nord-Helvetikum (Bad Adelholzen) und zum Süd-Helvetikum (Kressenberg, Galon-Graben). Alle diese Fundstellen wurden von Hagn et al. (1981) als Exkursionspunkte ausführlich mit Angabe der umfangreichen Literatur beschrieben oder zumindest (Thalberg-Graben Hauptfundstelle) erwähnt. Im Folgenden sei daher vor allem die neuere Literatur zu diesen Fundstellen zitiert.

Der Thalberg-Graben (Hagn et al. 1981: Exkursion D 1 a)

Der Thalberg-Graben befindet sich am Westabhang des Hochbergs zwischen Siegsdorf und Traunstein. Er schließt mit den Thalberg-Schichten den obersten Teil des Unteren Eger innerhalb des Traunprofils auf, das zum aufgerichteten Südrand der Vorland-Molasse gehört. Skeries & Troll (1991) gingen in ihrer Untersuchung der Molassekonglomerate des Chiemgaus auch auf die Gerölle der Konglomerate innerhalb der Thalberg-Schichten ein. Sie erarbeiteten ein Blockbild, das die Ablagerungssituation zur Zeit des Ober-Eger deutlich vor Augen führt und grundsätzlich wohl auch für die Thalberg-Schichten des obersten Untereger in Anwendung zu bringen ist. Demnach baute ein etwa meridional nach Norden verlaufender Fluss ein größeres Delta auf, zu dem die Konglomerate und Sandsteine des Westerbuchbergs bei Übersee an der Tiroler Achen und des Hochbergs zwischen Traunstein und Siegsdorf gerechnet werden. Die Thalberg-Schichten sind somit eng mit der Entstehung des „Hochberg-Schotterfächers" verknüpft. Reiser (1987) ermittelte aus den Foraminiferenfaunen des Traunprofils für das Untereger Ablagerungstiefen von mindestens 200 m. Die Verfaltung der marine und brackische Flachwasserfaunen führenden Mergel unserer Fundstelle erklärt sich somit zwanglos mit subaquatischen Rutschungen, die im Umfeld des „Hochberg-Schotterfächers" gebildete Flachmeerablagerungen in tiefere Meeresbereiche beförderten. Die im Folgenden beschriebenen landbezogenen Wirbeltiere wurden durch den den Schotterfächer bildenden Fluß ins Meer gespült und dabei weitgehend fragmentiert.

Bad Adelholzen (Hagn et al. 1981: Exkursion B 4)

1994 wurde durch Baumaßnahmen auf dem Gelände der Adelholzener Alpenquellen GmbH ein bisher in dieser Vollständigkeit noch nicht gekanntes Profil in den Adelholzener Schichten aufgeschlossen. Aus der Sedimententwicklung von Großforaminiferen führenden Glaukonitsanden im Liegenden hin zu den planktondominierten Stockletten mit den darin eingeschalteten allodapischen Lithothamnienkalken im Hangenden kann man deutlich eine Senkung des nordhelvetischen Ablagerungsraumes vom Lutetium bis ins Priabonium ablesen. Die Schild-

krötenreste stammen aus einer dunkelbraunen, glaukonitischen, viele Krabbenpanzer und Haifischzähne führenden Schicht am Übergang zu den Stockletten. Sie entspricht vermutlich der Fossilschicht (dem Nebengestein des Emanuel-Flözes am Kressenberg; zur Namensgebung vgl. HAGN, DARGA & SCHMID 1992) des Südhelvetikums. Die Schildkröten dürften ihre Heimat auf den Inseln des Intrahelvetischen Hochs (zuletzt HAGN & DARGA 1989) gehabt haben.

Kressenberg (HAGN et al. 1981: Exkursion B 2)

Aus der berühmten Fossillagerstätte des Kressenbergs (HAGN & WELLNHOFER 1972) wurden während der Bergbauaktivitäten Reste von Land- und Sumpfschildkröten, Krokodilen (SCHLOSSER 1925) und eines Tapirs (SCHAFHÄUTL 1865) bekannt. Daß auch nach Erliegen des Bergbaus immer noch aus diesen Aufschlüssen stammende Reste höherer Wirbeltiere gefunden werden, zeigt das Pleurale von *Trionyx* (Tafel 4 in HAGN, DARGA & SCHMID 1992), das in einem Schwarzerzhandstück vom Kressenberg durch H. HAGN im Jahr 1960 von Herrn J. LEDERER in Molberting bei Siegsdorf angekauft werden konnte. Der in dieser Arbeit behandelte Schildkrötenrest aus dem Schwarzerz des Kressenbergs fand sich in einer alten, sehr wahrscheinlich auf die Sammeltätigkeit des Apothekers Josef PAUER (1819–1888) in Traunstein zurückgehenden Sammlung. Sie wurde vom Chiemgau-Gymnasium in Traunstein in die Obhut des Naturkundemuseums Siegsdorf übergeben. Beobachtungen in jüngerer Zeit (KUHN 1990; HAGN, SCHLAGINTWEIT & STEIGER 1991) machen es wahrscheinlich, daß die oben angeführten Tiere nicht auf der Intrahelvetischen Schwelle, sondern auf der schon von TRAUB (1953) postulierten Prävindelizischen Inselschwelle, also am Südrand des südhelvetischen Ablagerungsraums zu Hause waren.

Galon-Graben (HAGN et al. 1981: Exkursion B 3 d)

Aus den unteroligozänen Schönecker Fischschiefern des Galon-Grabens sind an Großfossilien bisher nur Pteropoden und Fischreste bekannt geworden. Die Fischfauna weist nach PFEIL (1981) auf ein relativ großes und tiefes Becken, liefert aber weder Hinweise auf extreme Tiefen noch auf unmittelbare Landnähe. Die jetzt nachgewiesenen Schildkrötenreste machen aber eine gewisse Landnähe der Ablagerungen sehr wahrscheinlich. Zur Klärung der Fischschieferproblematik trug in jüngerer Zeit DOHMANN (1991) bei, der wie HAGN et al. (1981) die Schönecker Fischschiefer dem Südhelvetikum zuordnet

Wirbeltiere der Thalberg-Schichten

Reptilia
(M. BÖHME)

Ordnung Testudines LINNE 1758

Superfamilie Testudinoidea BAUR 1893

Familie Emydidae GRAY 1825

Gattung *Palaeochelys* v. MAYER 1847

Palaeochelys aff. *laurenti* (BERGOUNIOUX 1934)
(Abb. 2, Taf. 1)

Material:

Hinteres, rechtes Plastron-Fragment (NKM 72; ehemals Privat-Sammlung R. Schmid).

Beschreibung:

Das Plastron-Fragment aus dem hinteren Teil der rechten Bauchpanzerhälfte setzt sich aus Xiphiplastron und Hypoplastron (Xiphiplastron/Hypoplastron-Länge 160 mm), der kompletten Inguinalstütze und dem korrespondierenden Peripherale 7 zusammen. Eine Abdominalschwelle ist nur sehr schwach ausgebildet, die relativ breite Inguinalschwelle etwas deutlicher. Die Hypo- und die Xiphiplastralschwelle ist mit einer kantig hervortretenden Hautsaumrinne abgegrenzt. Die Analkerbe ist stumpfwinklig bis breit-oval. Die Abdominalia/Femoralia-Furche verläuft in Höhe des Inguinaleinschnittes und ist insgesamt nur schwach gewellt, median konkav und lateral in etwas stärkerer Form konvex. Der laterale Xiphiplastron/Hypoplastron-Rand ist deutlich geschwungen und an der Femoralia/Analia-Furche eingekerbt. Die Femoralia/Analia-Furche selbst ist konvex.

Von besonderer taxonomischer Bedeutung für Wasserschildkröten ist die Ausbildung der hinteren, das Plastron gegen den Carapax stützenden, Knochenbrücke. Diese Inguinalstütze steigt steil an und verläuft vom hintersten Abschnitt des Pleurale 7 nach schräg anterior. Der Winkel zwischen Peripherale 7 und Brückenstütze beträgt ca. 60°. Somit kann die Inguinalstütze dorsal nur gegen Pleurale 5 grenzen (Pleurale 5 korrespondiert mit Peripherale 7).

Diskussion:

Die Taxonomie des *Ocadia-Mauremys-Palaeochelys*-Komplexes wird bis heute kontrovers behandelt. Nach Schleich (1981: 97) kann *Ocadia* von *Mauremys* durch die Ausbildung der Inguinalstütze unterschieden werden. Bei *Ocadia* sind an ihrem Aufbau die Pleuralia 5 und 6 beteiligt, bei *Mauremys* nur das Pleurale 5. Bei der fossilen Gattung *Palaeochelys* ist dieser Bereich am Holotypus nicht erhalten (Schleich 1985). De Broin (1977) nennt jedoch in ihrer Diagnose des als Sammelgattung aufgefaßten *Palaeochelys* einen Kontakt der Inguinalstütze ausschließlich zum Pleurale 5, wohingegen Schleich (1985) *„Palaeochelys" debroinae* mit einer von den Pleuralia 5 und 6 getragenen Inguinalstütze beschreibt. Nach persönlicher Mitteilung von Frau De Broin (September 1999) können für eine Trennung von *Mauremys* und *Palaeochelys* (*Ocadia* ist ihrer Meinung nach im Tertiär Europas nicht vertreten) metrische Daten herangezogen werden. Die Länge des Hypoplastrons vor dem Inguinaleinschnitt ist bei *Palaeochelys* gleich oder nahezu gleich groß der Breite des Hypoplastrons an selbiger Stelle (entlang der Abdominalia/Femoralia-Furche) sowie der Entfernung vom Inguinaleinschnitt bis zur Kerbe an der Femoralia/Analia-Furche. Bei *Mauremys* ist die vor dem Inguinaleinschnitt gelegene Länge des Hypoplastrons deutlich kürzer als die beiden erwähnten Vergleichsmaße. Demzufolge kann das Plastron-Fragment aus den Thalberg-Schichten der Gattung *Palaeochelys* zugeordnet werden. Innerhalb dieser Gattung bestehen bezüglich der metrischen Verhältnisse, der Ausbildung der Inguinalstütze und der vergleichsweise breit geschwungenen Analkerbe die meisten Beziehungen zu *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux 1934) aus dem unteren Ober-Oligozän (MP26) von Saint-Henri (vgl. De Broin 1977: Fig. 81).

Zur ökologischen Beurteilung von *Palaeochelys* aff. *laurenti* (Bergounioux 1934) können ihre nächsten rezenten Verwandten aus der Gattung *Mauremys* herangezogen werden.

Zur Ökologie rezenter *Mauremys* Arten

Die heute auf den mediterranen und orientalischen Raum sowie auf Südost-Asien und Japan beschränkten Wasserschildkröten der Gattung *Mauremys* sind bezüglich ihres Lebensraumes relativ anpassungsfähig. Sie bewohnen sowohl euthrophe, temporäre Kleinst-Gewässer (überstehen Austrocknung durch Vergraben im Bodengrund; Engelmann et al. 1993) als auch langsam fließende Gewässer bis hin zu oligotrophen Gebirgsbächen (ebenda) und sind selbst im Brackwasser anzutreffen (Schleich et al. 1996).

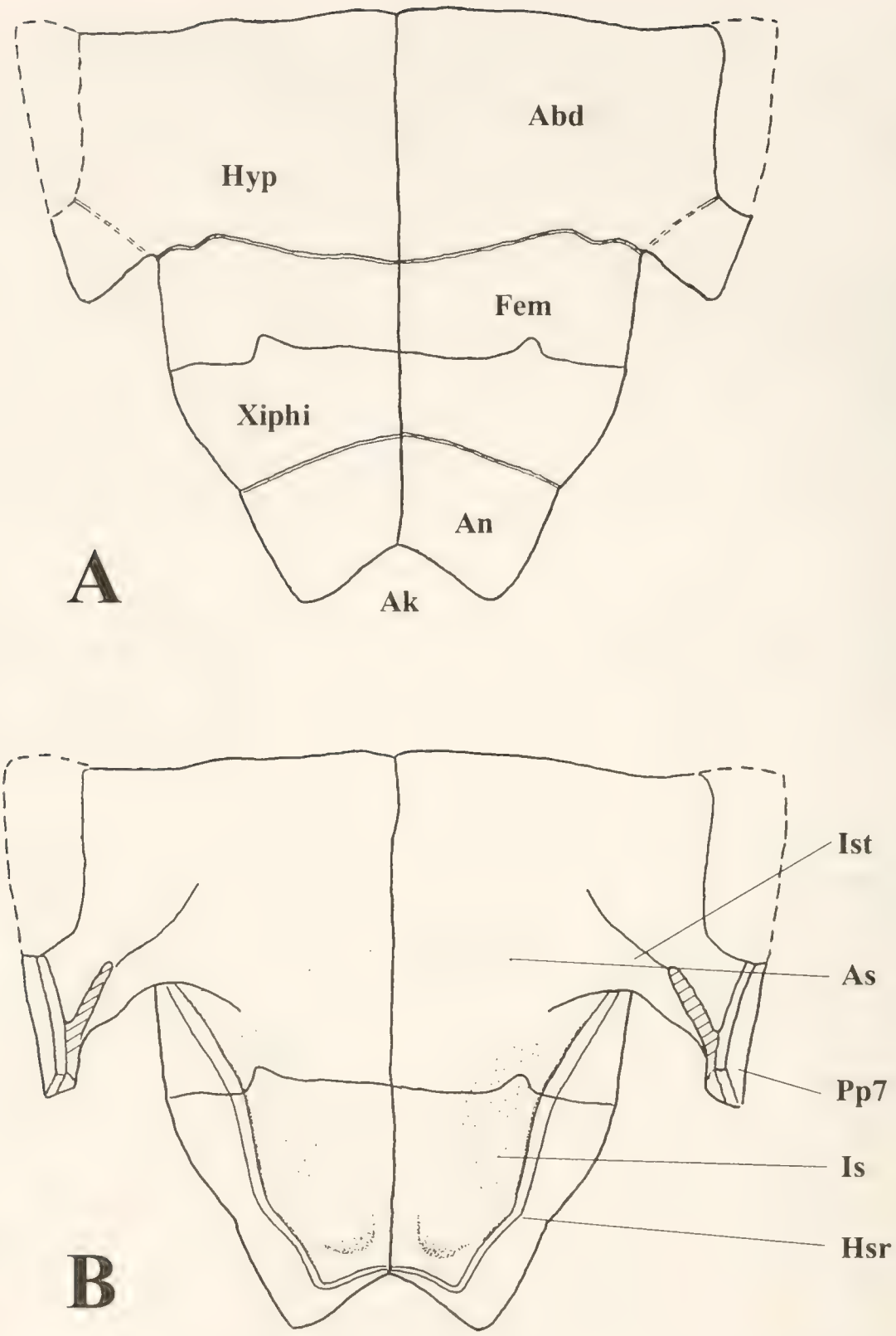


Abb. 2: *Palaeochelys* aff. *laurenti* (BERGOUNIOUX 1934), hinterer Plastron-Abschnitt (linke Hälfte spiegelbildlich ergänzt); A: ventral, B: visceral. (Abkürzungen: Abd – Abdominalia, Ak – Analkerbe, An – Analia, As – Abdominalschwelle, Fem – Femoralia, Hsr – Hautsaumrinne, Hyp – Hypoplastron, Is – Inguinalschwelle, Ist – Inguinalstütze, Pp7 – Peripherale 7, Xiphi – Xiphiplastron).

Emydidae indet.

Material:

1 Neurale (NKM 73; ehemals Privat-Sammlung J. Pollerspöck).

Beschreibung und Vergleiche:

Es handelt sich um ein ungefurchtes, sechseckiges, „emydoidales" (sensu Mlynarski 1976) Neurale mit einer Breite von 29,5 mm und einer Länge von 16 mm. Die Platte ist deutlich dorsal gewölbt, ein Kiel ist nicht ausgebildet. Eine sichere Zuordnung dieses isoliert gefundenen Neurale ist nicht möglich. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß es ebenfalls zu *Palaeochelys* zu stellen ist. Es entspräche nach Größe und Form sowie dem Fehlen von Kiel und Hornschild-Furchen am ehesten einem Neurale 7.

Ordnung Crocodylia Linne 1758

Unterordnung Eosuchia Huxley 1875

Familie Crocodylidae Cuvier 1807

Crocodylidae indet.

Material:

Drei fragmentäre Dermalplacoide (BSP Sammlung Hölzl).

Beschreibung und Diskussion:

Die drei kleinen fragmentären Dermalplacoide (größter Durchmesser 24 mm) zeigen die für Crocodylidae typischen grubigen Skulpturen. Ein longitudinaler Knochenkamm fehlt, weswegen sie höchstwahrscheinlich der ventralen Körperseite angehörten. Eine weitere Determination ist nicht möglich.

Aves

(U. B. Göhlich)

Wohl seit Jahrzehnten schlummerte ein unpräparierter Vogelknochen unerkannt im Magazin des Heimathauses Traunstein. Einmal als solcher erkannt, gewann er Bedeutung als erster Nachweis eines Vogels – und zwar eines Tölpels (Aves: Sulidae) – aus den oberoligozänen Thalberg-Schichten. Der außergewöhliche Fund befindet sich als Dauerleihgabe in der Schausammlung des Naturkundemuseums Siegsdorf, (NKM).

Ordnung Pelecaniformes Sharpe 1891

Familie Sulidae Reichenbach 1849

Die Paläoökologie fossiler Tölpel war wohl derjenigen der heutigen, weltweit verbreiteten Suliden vergleichbar. Der Lebensraum der großen, tauchenden Seevögel ist marin, vom Küstengewässer bis zum offenen Meer. Sie nisten in Kolonien auf Klippen oder steilen Hängen, am Boden oder auf Bäumen. Auf der Jagd nach Fischen, Cephalopoden und Crustaceen stoßen sie teils senkrecht im Sturzflug ins Wasser (Stoß- oder Sturztaucher) (Heinzel et al. 1996: 36, Perrins 1996: 61). Die rezenten Tölpel gehören – je nach Autor – sämtlich der Gattung *Sula* oder den Gattungen *Sula* und *Morus* an.

Sulidae indet.
(Abb. 3, Taf. 2, Fig. 1)

Material:

Erhalten ist lediglich die distale Hälfte des linken Humerus (Abb. 3). Der Knochen ist in ein Handstück aus siltigem Mergel eingebettet, in dem sich auch zahlreiche Molluskenschalen befinden (Taf. 2, Fig. 1). Das Knochenfragment hat eine Länge von 7,5 cm. Die Diaphyse ist stark gesplittert und fragmentär, was ein Herauslösen des Knochens aus dem Handstück verhindert. Im Inneren des Schaftes findet sich ein Steinkern. Eine eventuelle Biegung des Schaftes ist aufgrund seiner schlechten Erhaltung nicht auszumachen.

Osteologische Beschreibung:

Der Querschnitt der Diaphyse ist proximal queroval und wird nach distal schwach nierenförmig mit leicht konkaver Caudalseite. Das distale Gelenkende hat eine Breite von 20.6 mm und eine Tiefe von 11.9 mm. Die anatomische Nomenklatur folgt BAUMEL et al. (1993).

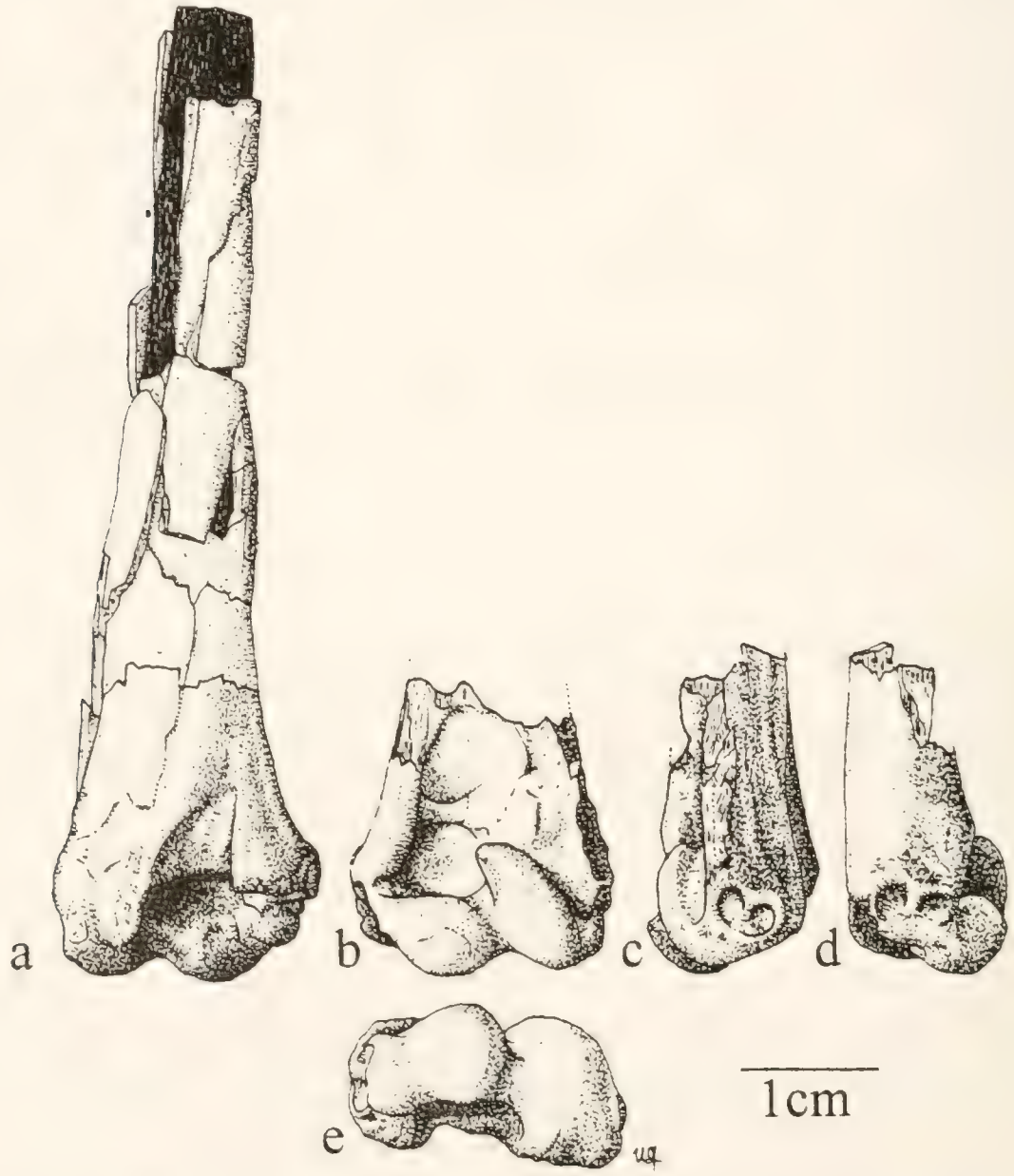


Abb. 3: Sulidae indet., distales Ende des Humerus; a: caudal, b: cranial, c: dorsal, d: ventral, e: distal; natürliche Größe.

Cranialansicht: Der Condylus dorsalis endet proximal ventral in einer stumpfen Spitze. Der Condylus ventralis ist kräftig und stark gebläht und seine Wölbung gleichmäßig rund. Der Processus flexorius ist von cranial nicht sichtbar. Auffälligste Merkmale sind eine markante erhabene Knochenleiste entlang des Ventralrandes der Cranialseite und eine zweigeteilte Fossa musculi brachialis. Die Knochenleiste beginnt auf Höhe des Epicondylus ventralis und verläuft nach proximal. Die beiden Muskelansatzstellen (Fossae musculi brachialis) sind flach, aber deutlich umgrenzt und liegen übereinander in der ventralen Hälfte der Cranialseite. Sie werden ventral von der oben erwähnten Knochenleiste begrenzt.

Caudalansicht: Die Fossa olecrani ist tief und nach proximal durch eine markante Kante begrenzt. Der proximal sich daran anschließende kurze Sulcus humerotricipitalis zieht schräg nach proximoventral, wobei er verflacht und sich verschmälert. Der Sulcus scapulotricipitalis ist sehr schwach und kurz, d.h. nur am Distalende des Knochens ausgebildet. Er läßt keine Erstreckung nach proximal erkennen. Beidseitig des Sulcus scapulotricipitalis ist die Knochenoberfläche beschädigt, was den Sulcus vermutlich noch schwächer erscheinen läßt. Der Processus flexorius ist sehr kurz und bleibt deutlich über dem Distalende des Condylus ventralis zurück. Distocaudal am Processus flexorius findet sich eine deutliche, unregelmäßige Incisur.

Dorsalansicht: Der Dorsalrand des Schaftes inklusive des Epicondylus dorsalis ist beschädigt. Unterhalb des Epicondylus befinden sich zwei markante Muskelgruben, die miteinander in Verbindung stehen. Sie sind von einem Knochenwulst umgrenzt. Die Gruben liegen versetzt nebeneinander; die caudale liegt etwas mehr proximal, die craniale reicht fast bis zum Distalende des Knochens.

Ventralansicht: Distal des Epicondylus ventralis befinden sich ebenfalls zwei, etwa auf gleicher Höhe nebeneinanderliegende, deutliche Muskelgruben, umrandet von einem Knochenwulst. Sie liegen geringfügig höher als die auf der Dorsalseite. Der Condylus ventralis überragt das Distalende des ventralen Knochenrandes deutlich nach distal. Ein Tuberculum supracondylare ventrale ist nicht zu beobachten.

Distalansicht: Die Fossa olecrani ist tief nach cranial eingeschnitten. Condylus dorsalis und ventralis sind annähernd gleich kräftig. Die Incisura intercondylaris ist vergleichsweise tief.

Tab. 1 Metrischer Vergleich distaler Humerusenden rezenter Tölpel
Bd: Breite distal, Td: Tiefe distal, w: weiblich, m: männlich

Taxon	Bd (mm) sin/dext.	Td (mm)	Lokalität	Sammlung/Nr.	Literatur
Sula bassana	22.8/22.9	–	Helgoland	BSAP 1 (w)	-
	23.3/23.3	–	Helgoland	BSAP 2 (w)	-
	23.5	–	Süd-Spanien	BSAP 4	-
	23.7/23.7	–	?	BSAP 5 (m)	-
	24.7/24.5	–	?	BSAP 6 (m)	-
	23.5	–	Fuerteventura	BSAP 8	-
	23.0	15.1	?	BSP (ohne Nr.)	-
	24.1	14.4	?	LACM Bi 1764	Howard 1978: tab. 2
Sula capensis	23.2	–	?	BSAP 2	-
Sula leucogaster	15.5	–	?	LACM 1349	Howard 1958: tab 1
	18.2	–	?	LACM 1352	Howard 1958: tab 1
Morus loxostyla	21.1	–	Maryland, USA	Cope Collection	Wetmore 1938: 22f

Diskussion:

Vergleich mit rezenten Suliden: Gegenüber einigen rezenten Suliden (*Sula bassana* (Basstölpel), *Sula capiensis* (Kaptölpel)) lassen sich folgende Unterschiede am distalen Humerus feststellen:

(1) etwas kleinwüchsiger; (2) Condylus dorsalis springt deutlich weniger weit nach cranial vor; (3) proximale Hälfte des Condylus dorsalis nicht wie bei *Sula* auf Ventralseite konkav eingedellt und daher geringfügig weniger spitz zulaufend; (4) Tuberculum supracondylare ventrale fehlt, während bei *Sula* schwach ausgebildet; (5) Grenze zwischen der zweigeteilten Fossa musculi brachialis etwas deutlicher als bei *Sula*; (6) bei Cranial- oder Caudalansicht Ventralseite der distalen Epiphyse schräg von Epicondylus ventralis zu Condylus ventralis verlaufend, während bei *Sula* kleine Ausbuchtung nach ventral (7) Fossa olecrani weniger tief; (8) Sulcus scapulotricipitalis deutlich schwächer und nicht wie bei *Sula* als schwache Rinne weiter nach proximal verfolgbar; (9) Sulcus humerotricipitalis distal breiter, aber weniger weit nach proximal verfolgbar; (10) beide ventralen Muskelgruben etwa auf gleicher Höhe, während bei *Sula* die craniale deutlich höher als die caudale; (11) caudales Distalende des Schaftes weniger konvex; (12) distale Epiphyse nur wenig schmäler, aber deutlich weniger tief.

Vergleich mit fossilen Suliden: Aus dem Tertiär Europas sind folgende Taxa bekannt:

Empheresula arvernensis (Milne-Edwards, 1867–1871) aus Gannat (Typlokalität, Oberoligozän, MP30, Frankreich): Pelvis (Lectotyp) und Sternum (Paralectotyp) (Milne-Edwards 1867–1871, 1: 267, Taf. 42, Fig. 13; Taf. 43, Fig. 12); [cf. *Empheresula arvernensis* aus Saint-Gérand-le-Puy (Untermiozän, MN2a, Frankreich): Coracoid (Cheneval 1984: 66f), und *Empheresula* sp. aus dem Steinheimer Becken (Mittelmiozän, MN7, Deutschland) (Heizmann & Hesse 1995)];

Sarmatosula dobrogensis Grigorescu & Kessler 1977 aus Credinţa (Typlokalität, oberes Mittelmiozän, Rumänien): Humerus prox. (Holotypus) und 16 weitere Skelettreste, u. a. 1 Humerus dist. (Grigorescu & Kessler 1977);

Tab. 2 Metrischer Vergleich distaler Humerusenden tertiärer Tölpel
Bd: Breite distal, Td: Tiefe distal

Taxon	Bd (mm) (sin./dext)	Td (mm)	Lokalität/ Stratigraphie	Sammlung/Nr.	Literatur
Sulidae indet.	20.6	11.9	Thalbergraben, Oberoligozän	NKM (Dauerleihgabe)	
Sarmatosula dobrogensis	15.9	10.5	Credinţa, Rum. Mittelmiozän	LPB 268	Grigorescu & Kessler 1977
Sula pohli	17.3/17.9	– –	Studio City CA USA, Mittelmiozän	LACM 2674 (Typus)	Howard 1958: tab.1
Sula pohli	17.9	–	Studio City USA, Mittelmiozän	Pohl Museum PV 68	Howard1958: tab.1
Sula avita	15.2	–	Plumpoint, Maryland, USA, Mittelmiozän	USNM 13854	Wetmore 1938: 22f
Moris vagabundus	18.3	-	Californien, USA, Mittelmiozän	LACM 7432 (Typus)	Howard 1966: 5, fig.1a, 1j
Morus magnus	29.2	17.0	Orange County, CA, USA, Obermiozän	LACM 32430	Howard 1978: tab.2
Sula humeralis	19.8	-	San Diego, USA, Mittelpliozän	UCMP 45889	Miller & Bowman 1958: 9ff

Microsula pygmaea (Milne-Edwards 1874) nur aus Léognan (Typlokalität, Untermiozän, MN2–3, Frankreich): Humerus (Holotypus)

Sula ronzoni (Milne-Edwards 1867) nur aus Ronzon (Typlokalität, Unteroligozän, MP21, Frankreich): Pelvis (Holotypus, fragmentär)

Morus olsoni (Grigorescu & Kessler 1988) aus Credința (Mittelmiozän, MN8, Süd-Dobrudscha, Rumänien) (Typlokalität) nur Carpometacarpus (Holotypus) und aus Ciobănița (Mittelmiozän, MN8, Süd-Dobrudscha, Rumänien) nur Carpometacarpus (Paratypus).

Die im Untermiozän von Saucats (Frankreich) beschriebenen Arten *Sula rozieri* Lucazeau 1959 und *Suloides miocoenicus* Lucazeau 1959 sind nach Mlíkovský (1996: 603) nomina nuda.

E. arvernensis ist in der Typlokalität Gannat nur durch Pelvis und Sternum belegt (Milne-Edwards, 1867–1871). Ein Coracoid aus Saint-Gérand-le-Puy ist unter Vorbehalt *E. arvernensis* zugewiesen (Cheneval 1984: 66f). Aus dem Steinheimer Becken haben Heizmann & Hesse (1995) *Empheresula* sp. nachgewiesen, jedoch kein distales Humerusende. Bedingt durch diesen spärlichen Nachweis von *E. arvernensis* ist also ein direkter Vergleich des vorliegenden Humerus mit dieser Art unmöglich. Das Becken von *E. arvernensis* ist geringfügig länger aber etwas schmäler als das von *Sula bassana*; das Sternum scheint unter Berücksichtigung seiner fragmentären Erhaltung in seiner Dimension vergleichbar.

Der metrische Vergleich mit dem Humerus von *Sarmatosula dobrogensis* (Bd: 15.9 mm, Td: 10.5 mm (Grigorescu & Kessler 1977: 95)) zeigt, daß dieses Taxon deutlich kleiner ist als das vorliegende und auch als die rezenten *Sula bassana* und *Sula capensis* (siehe auch Cheneval 1984:67). Außerdem ist *Sarmatosula dobrogensis* bisher nur aus dem oberen Mittel-Miozän (Bessarabian, Grigorescu & Kessler 1977: 94) belegt.

Microsula pygmaea (Milne-Edwards 1874) (von Harrison (1975a) zur Gattung *Pseudosula* und zur Familie der Pseudosuliden, und von Kashin (1977) zur Gattung *Enkurosula* und zur Familie Enkurosulidae gestellt) ist lediglich aus dem Untermiozän von Léognan (Cestats, Frankreich) nachgewiesen. Diese Art ist, wie der Name schon sagt, kleinwüchsig. Der Humerus von *M. pygmaea* (Holotyp, Coll. Delfortie) ist deutlich kleiner als der von *Sula bassana* und *Sula capiensis*, aber auch als der vorliegende Humerus (siehe auch Cheneval 1984: 67).

Sula ronzoni (Milne-Edwards 1867) ist bisher nur in der Typlokalität Ronzon (Unteroligozän, Frankreich) und nur durch ein fragmentäres Pelvis (Holotypus, MNHN) belegt. Somit ist ein direkter Vergleich mit dem Untersuchungsobjekt ausgeschlossen. Soweit das fragmentäre Pelvis von *S. ronzoni* überhaupt für einen metrischen Vergleich mit *S. bassana* herangezogen werden kann, scheint die Dimension beider Arten nicht unähnlich. Das Becken von *S. ronzoni* scheint zwar etwas schmäler aber etwa vergleichbar lang gewesen zu sein.

Morus olsoni ist bisher nur durch zwei Carpometacarpi aus dem Mittelmiozän Rumäniens belegt. Somit ist ein Vergleich mit dem vorliegenden Humerusfragment ebenfalls nicht möglich. Nach Grigorescu & Kessler (1988: 95) ist *M. olsoni* deutlich kleiner als die rezente *Sula bassana*, aber ein wenig größer als *Sarmatosula dobrogensis*.

Systematische Schlußfolgerung

Microsula pygmaea, Morus olsoni und *S. dobrogensis* können durch die z.T. deutlich kleineren Dimensionen als mögliche Bestimmung des vorliegenden Knochens ausgeschlossen werden. Des weiteren sind diese Arten bisher nur aus dem Unter- bzw. Mittelmiozän nachgewiesen; ihr bisher belegtes stratigraphisches Vorkommen ist also jünger als das Alter des untersuchten Objekts. Allerdings sind oben genannte Arten bisher nur an sehr wenigen Fundstellen überhaupt nachgewiesen.

E. arvernensis und *S. ronzoni* sind bezüglich ihrer Größe wohl am ehesten in Betracht zu ziehen, wobei von diesen Arten keine Humeri bekannt und somit keine direkten Vergleiche

mit dem vorliegenden Stück möglich sind. *S. ronzoni* ist bisher nur im Unteroligozän Europas belegt; *E. arvernensis* hingegen ist neben dem Unter- und Mittelmiozän auch im Oberoligozän nachgewiesen. Aus rein biostratigraphischer Sicht wäre also eine Zugehörigkeit des vorliegenden Humerus zur Gattung *Empheresula* am wahrscheinlichsten. Jedoch die äußerst spärliche Überlieferungsdichte beider Taxa und die daraus resultierende große Unsicherheit bezüglich der tatsächlichen zeitlichen Verbreitung beider Arten läßt eine systematische Bestimmung, lediglich basierend auf den äußerst wenigen biostratigraphischen Daten, nicht sinnvoll erscheinen.

Mammalia
(G. E. Rössner)

Ordnung Artiodactyla Owen 1848
Überfamilie Anoplotheroidea Romer 1966
Familie Cainotheriidae Cope 1881
Cainotheriidae indet.

Material:

Ein linker oberer Molar (Abb. 4a) (NKM 74; ehemals Privat-Sammlung J. Pollerspöck).

Beschreibung:

Die Familie der Cainotheriidae ist mit einem linken oberen Molaren belegt. Der abgerollte Zustand des Zahns bedingte die wurzellose Erhaltung, führte aber nur zu geringfügigen Schäden an der Krone. Die Zahnkrone mißt 5,6 mm in der Länge und 6,5 mm in der Breite. Bei geringem Abkauungsgrad beträgt die Höhe 3 mm. Der charakteristische selenodonte fünfhöckerige Aufbau, welcher die wichtigste Autapomorphie in der Bezahnung der Cainotheriidae darstellt, besteht anterior aus dem labialen Paraconus und dem lingualen Protoconulus, posterior aus dem labialen Metaconus, dem mittigen Metaconulus und dem lingualen Protoconus (siehe Heizmann 1983, Fig. 2.). Das Vordercingulum ist in Resten erkennbar. Parastyl, Mesostyl und Metastyl sind deutlich entwickelt, aber nicht besonders kräftig. Protoconulus und Vordergrat des Protoconus sind miteinander verwachsen. Da sich die oberen Molaren der Cainotherien in einer Zahnreihe nicht anhand der Morphologie, sondern lediglich anhand der Größe unterscheiden, ist die genaue Zahnposition eines isolierten Molaren nicht zu benennen. Das Erkennen bzw. der Ausschluß eines M3 mittels der posterioren Kontaktfacette, ist aufgrund des fortgeschrittenen Abkauungsgrades nicht möglich.

Diskussion:

Die Cainotheriiden sind eine ausgestorbene Gruppe kleinwüchsiger Paarhufer, deren räumliche Verbreitung auf Europa beschränkt ist, und deren geochronologisches Auftreten vom Obereozän/Unteroligozän (tieferes Priabonium, MP 18) bis einschließlich des frühen Mittelmiozäns (tieferes Astaracium, MN 6) nachgewiesen ist. Sie besitzen ein vollständiges Incisivengebiß (oben und unten drei Incisiven), je einen Canin unten und oben, vier untere und drei obere Praemolaren sowie je drei untere und obere Molaren. Seit Hürzeler (1936) werden sie in eine „oxacronide", ursprünglichere und eine „caenotheride", fortschrittlichere Gruppe unterteilt. Die caenotheriden Cainotheriidea enthalten die Gattungen *Plesiomeryx*, *Caenomeryx*, *„Procaenotherium"* und *Cainotherium*, die sich unter anderem durch ihre viereckigen oberen Molaren von den Formen der oxacroniden Cainotheriidae mit dreieckigen oberen Molaren unterscheiden. Innerhalb dieser fortschrittlichen Cainotheriidae werden vor allem

morphologische Merkmale des Schädels, des Vordergebisses und der Praemolarenreihen, aber auch metrische Merkmale zur Unterscheidung herangezogen (Berger 1959, Heizmann 1983, Heizmann 1999).

Der vorliegende obere Molar ist aufgrund seines viereckigen Umrisses eindeutig den caenotheriden Cainotherien zuzuordnen, die vom Obereozän/Unteroligozän (mittleres Priabonium, MP19) bis Mittelmiozän (tieferes Astaracium, MN6) überliefert sind. Eine genauere systematische Bestimmung ist weder nach morphologischen noch nach metrischen Merkmalen möglich. Verantwortlich dafür ist einerseits die einheitliche Morphologie mit generell fehlenden diagnostischen Merkmalen dieser Zähne. Andererseits besteht eine kontinuierliche Größenzunahme vom ersten bis zum dritten oberen Molar einer Zahnreihe, was die Zahngröße bei unbekannter Zahnposition wenig aussagekräftig macht. Mit Sicherheit ausgeschlossen werden können die miozänen Formen (*Cainotherium laticurvatum*, *C. miocaenicum*, *C. bavaricum*), da diese eine allgemein geringere Körpergröße besaßen. Die beste Übereinstimmung in der Größe zeigen *Cainotherium commune* und *Caenomeryx filholi* aus dem mitteleuropäischen Chatt (MP24 bis MP30).

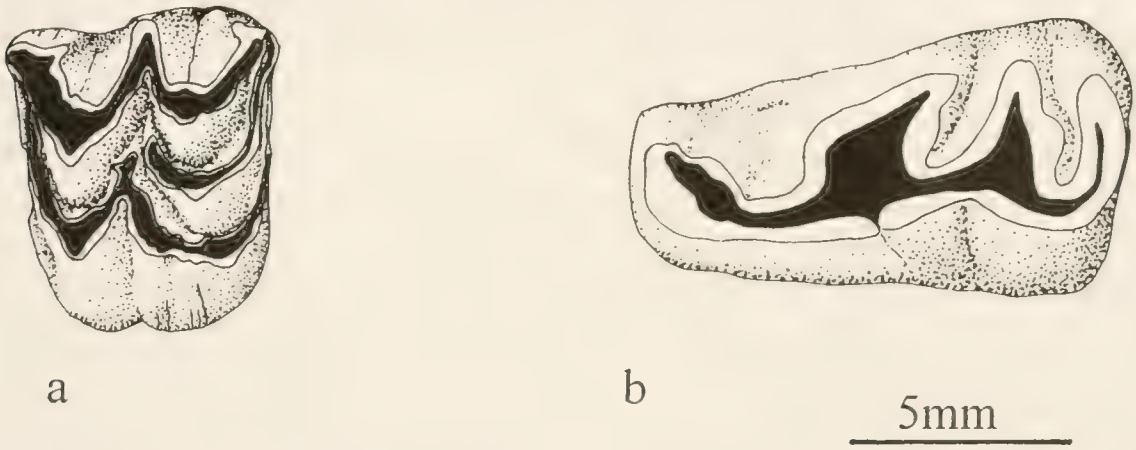


Abb. 4 a: Cainotheriidae indet., linker oberer Molar, occlusale Ansicht. b: Moschidae indet., linker dritter unterer Praemolar, occlusale Ansicht.

Unterordnung Ruminantia Scopoli 1777

Infraordnung Pecora Linné 1758

Überfamilie Cervoidea Gray 1821

Familie Moschidae Gray 1821

Moschidae indet.

Material:

Linker dritter unterer Praemolar (Abb. 4b) (NKM 75, ehemals Privatsammlung A. Speckbacher).

Beschreibung:

Der dunkelgrau gefärbte, bunoselenodonte Zahn ist vollständig mit beiden Wurzeln erhalten und zeigt keinerlei Abrollungsspuren. Der Abkauungsgrad ist mäßig, sodaß sich zwar zwischen den Schmelzbändern der Kronengrate Dentinflächen gebildet haben, jedoch das Zahnkronenmuster noch gut erkennbar ist. Seine Länge beträgt 9,5 mm und seine Breite ca. 5,5mm. Im Umriß besitzt er die für Pecora typische länglich-dreieckige bis bohnenförmige Gestalt der unteren Praemolaren (Rössner 1995: Abb. 125) im Gegensatz zum länglich-ovalen bis länglich-rechteckigen Umriß ursprünglicherer Ruminantia des Eozäns und Oligozäns. Auf

der Zahnkrone befinden sich neben den longitudinalen, labial liegenden Graten, Praeprotocristid und Palaeomeryxfalte, die deutlich ausgebildeten transversalen Grate Postprotocristid, Hypocristid, Entocristid. Letztere sind mäßig lang. Das an das Praeprotocristid anterior anschließende, kurze Postprotoconulidcristid ist nach lingual ausgerichtet. Das Fehlen eines Metaconids am lingualen Ende des Postprotocristids in Kombination mit den entwickelten Graten kennzeichnen den Zahn als einen dritten unteren Praemolar.

Diskussion:

Die *Moschus*-ähnlichen Wiederkäuer werden heute allgemein als Schädelfortsatz-lose, verlängerte obere Eckzähne tragende Ursprungsgruppe der Pecora angesehen (Gentry & Hooker 1988, Janis & Scott 1987, Ginsburg et al. 1994). Dabei ist jedoch der Umfang der enthaltenen Arten umstritten, und somit besteht keine Einigung über die systematische Einstufung entweder als Familie Moschidae der Überfamilie Cervoidea oder als Überfamilie Moschoidea. Sie sind ab dem Oberoligozän (Chattium, MP27/28) bis in das Untermiozän (Agenium und frühes Orleanium, MN1–MN3) in Eurasien als häufige und weit verbreitete Faunenelemente nachgewiesen. Im Laufe des Untermiozäns starben diese primitiven Formen aus. Heute wird die Wiederkäuergruppe allein durch die asiatischen Formen *Moschus* (Moschustier) und vermutlich auch *Hydropotes* (chinesisches Wasserreh) repräsentiert (Gentry, Rössner & Heizmann: 231).

Die im Oligo-Miozän Europas vertretenen Arten der ursprünglichen Moschidae gehören den Gattungen *Dremotherium*, *Bedenomeryx*, *Amphitragulus*, *Pomelomeryx*, *Hydropotopsis* und *Oriomeryx* an (Blondel 1997; Gentry, Rössner & Heizmann 1999: 231–233). Als Lieferant des vorliegenden p3 kann die Gattung *Pomelomeryx* von vorneherein aufgrund zu geringer Zahnmaße ausgeschieden werden. *Dremotherium* und *Hydropotopsis* besitzen eine mehr selenodonte Bezahnung, einschließlich etwas größerer Kronenhöhe, und stärker molarisierte untere Praemolaren (verlängerte transversale Grate mit Metaconid bei p4 und p3) als der vorliegende Zahn. Im Gegensatz dazu besitzen *Bedenomeryx validus* (Dehm 1935), *Bedenomeryx truyolsi* Ginsburg, Morales & Soria 1994, *Amphitragulus elegans* Pomel 1853 und *Oriomeryx major* (Viret 1929) eine bunoselenodonte Bezahnung mit geringerer Kronenhöhe und geringerer Molarisierung der unteren Praemolaren, die der Morphologie des p3 aus dem Thalberggraben entspricht. Außerdem besteht eine grobe Übereinstimmung mit den Maßen der genannten Arten, deren Bezahnung bei gleicher Zahnkronenmorphologie nur anhand geringer Unterschiede in den Zahnmaßen differenziert werden (siehe Ginsburg et al. 1994: 147ff). Die innerartliche Variabilität aller vier Arten führt zu Überlappungen, die die Zuordnung eines einzelnen Zahnes nicht zulassen. So kann auch für den vorliegenden p3 keine genauere Bestimmung erreicht werden. Die in Frage kommenden Arten decken mit einem biostratigraphischen Auftreten von MP27/28 bis MN2 (Ginsburg et al. 1994: 178) nahezu den gesamten Zeitraum der Verbreitung ursprünglicher Moschidae in Europa ab.

Ordnung Sirenia Illiger 1811

Familie Dugongidae Gray 1821

Dugongidae indet.

Material:

Linkes proximales Endstück einer Rippe (NKM 76; ehemals Privat-Sammlung J. Wührl).

Beschreibung:

Das vorliegende Rippenstück besitzt eine Länge von 90 mm und ist schwarz gefärbt. Auffallend ist die für Sirenia typische hohe Knochendichte (Pachyostose). Es repräsentiert den

Bereich des Rippenwinkels (Angulus costae) mit 60 mm des proximalen Rippenkörpers und dem 35 mm langen Rippenhals (Collum costae). Der mediolaterale Durchmesser des Rippenkörpers beträgt 23 mm, der craniocaudale Durchmesser 21 mm. Der größte mediolaterale Durchmesser des Rippenhalses beträgt 14 mm, der größte craniocaudale Durchmesser 30 mm. Der Winkel zwischen Rippenhals und Rippenkörper mißt 45°. Caput costae und Tuberculum costae mit den Gelenkflächen für die benachbarten Wirbelkörper sind nicht erhalten. Besonders an diesen Bruchstellen zeigt das Rippenstück Abrollungsspuren, welchen die Compacta zum Opfer gefallen und dementsprechend die Spongiosa freigelegt ist. Der Rippenhals ist craniocaudal flach ausgebildet und zeigt einen entsprechend hohen, rechteckigen Querschnitt. Der Querschnitt des Rippenkörpers ist subquadratisch. Lateral befindet sich direkt distal des fehlenden Tuberculum costae eine kleine, flache Muskelansatzgrube. Craniolateral ist ein schwacher Knochenhöcker ausgebildet. Auf der caudalen Fläche des Rippenkörpers liegt mittig eine längliche, proximodistal ausgerichtete, leicht eingesenkte Fazies. Die Lage des Rippenhalses zum Knochenhöcker cranial auf dem Rippenkörper zeigt eine Rippe der linken Körperseite an, was darüberhinaus durch den medial trapezartig nach cranial verschobenen Querschnittumriß des Rippenkörpers unterstützt wird. Letzterer ist außerdem in Kombination mit dem relativ großen Abstand zwischen Caput costae und Tuberculum costae diagnostisch für eine Rippe aus dem vorderen Brustwirbelbereich.

Diskussion:

Sirenia sind vom Eozän bis Pliozän in Europa nachgewiesen. Der ausschließliche Nachweis fossiler Dugongidae in marinen bis brackischen Sedimenten stimmt mit den rezent besiedelten Habitaten, küstennahe Gewässer und Ästuare, überein. Auf dieser Übereinstimmung sowie auf anatomischen und taphonomischen Befunden beruht auch die Annahme gleicher Lebensweise (siehe Pervesler, Roetzel & Steininger 1995).

Der hier vorliegende spärliche Überrest einer Seekuh schließt eine genauere systematische Bestimmung aus. Da aber aus dem Paratethys-Bereich des Oligo-Miozän nur die Gattungen *Halitherium* und *Metaxytherium* (Dugongidae) nachgewiesen sind (Pervesler, Roetzel & Steininger 1995: 116–117), ist damit der Zuordnungsbereich stark eingeschränkt.

Biochronologische Aussage der Säugetierreste

In der Korrelation mariner und kontinentaler Chronostratigraphie spielt die Verzahnung mariner und kontinentaler Sedimente und ihrer Organismeninhalte eine wesentliche Rolle. Der Anteil dieser Übergangsbereiche in der geologischen Überlieferung ist gering, was Aufschlüsse in derartigen Sedimenten, wie den Thalberggraben, zum Glücksfall werden lassen.

Leider lassen die wenigen Säugerreste aus dem Thalberggraben nur begrenzt biochronologische Aussagen zu. Auch sind die konkreten Fundpunkte im Profil der Thalberg-Schichten nicht bekannt, was eine zusätzliche Unsicherheit in der Beurteilung des relativen Alters bedeutet. Da die Seekuhrippe allein auf der Basis des geologischen Rahmens ungefähr systematisch zugeordnet werden kann, leistet sie in diesem Zusammenhang keinen Beitrag. Die Verbreitungszeiträume der mit je einem isolierten Zahn belegten in Frage kommenden Cainotheriidae und Moschidae schließen einerseits das späte Unteroligozän und Oberoligozän (höheres Rupel und Chatt, oberes Kiscellium und tieferes Eger, MP24 bis MP30) sowie andererseits das höhere Oberoligozän und frühe Untermiozän (höheres Chatt und Aquitan, höheres Untereger und Obereger, MP27/28 bis MN2) ein. Geht man von einer einheitlichen, kurzfristigen Schüttung der Thalberg-Schichten und damit von einem mehr oder weniger gleichzeitigen Auftreten beider Individuen aus, so kann ungeachtet der nicht bekannten Fundpunkte der Überschneidungsbereich der Verbreitungszeiträume im höheren Untereger (MP 27/28 bis MP30) als relatives Alter festgehalten werden. Mit diesem Ergebnis kann

die bisherige Datierung mittels mariner Fauna bestätigt werden, jedoch ist keine Präzisierung zu erreichen.

Die ökologische Bedeutung der Wirbeltiere aus den Thalberg-Schichten

Die für die Thalberg-Schichten erstmals nachgewiesenen Tetrapoden konnten sieben Taxa zugeordnet werden: *Palaeochelys* aff. *laurenti* (Wasserschildkröte), Emydidae indet. (Sumpfschildkröten-Verwandter), Crocodylidae indet. (Krokodil), Sulidae indet. (Tölpel), Cainotheriidae indet. (primitiver Paarhufer), Moschidae indet. (Moschustier-Verwandter), Dugongidae indet. (Seekuh). Als Lebensraum des Tölpels kommt das offene Meer, aber auch Küstengewässer in Frage. Mit Ausnahme der Seekuh müssen die restlichen Taxa einem kontinentalen Lebensbereich zugerechnet werden. Sie erlauben daher in einem gewissen Rahmen Aussagen über die Ökologie des ehemaligen Hinterlandes. Fehlende Abrollung der Knochen sprechen für geringe Transportwege. Schildkröten und Krokodil waren höchstwahrscheinlich Bewohner des ästuaren Bereiches eines in das Meer mündenden Tieflandflusses. In der Nähe dieser Umgebung sind wohl auch die beiden kleinen Paarhufer anzusiedeln. Heissig (1978: 282) nennt beispielsweise für den caenotheriden Cainotheriiden *Plesiomeryx cadurcensis* „Biotope am Übergang von Auwald zu benachbarten Trockengebieten". In das Bild eines Ästuars fügt sich auch die Seekuh gut ein. Diese Tiere bewohnen bevorzugt größere Mündungsbereiche von Flüssen, wo sie die infolge hohen Nährstoffeintrags gut gedeihenden Seegras-Wiesen abweiden.

Weitere alttertiäre Reptilien aus Fundstellen bei Siegsdorf

(M. Böhme)

Adelholzener Schichten

Ordnung Testudines Linne 1758

Superfamilie Trionychoidea Gray 1873

Familie Carettochelyidae Boulenger 1887

Gattung *Allaeochelys* Noulet 1867

Allaeochelys sp.
(Taf. 2, Fig. 2)

Material:

1 Pygale (NKM 77), 1 Peripherale (NKM 78), 1 Hypoplastron sin. (NKM 79), 1 Hyoplastron sin. (NKM 80), 1 Plattenfragment indet. (NKM 81).

Beschreibung:

Das unter den vorliegenden wichtigste und für *Allaeochelys* sehr charakteristische Element ist das Pygale. Die sinistro-lateral und medial beschädigte Platte ist sehr massiv (größte Dicke anterior 30,5 mm), rechteckig (Länge > 67 mm, rekonstruierte Breite distal 63 mm) und trägt dorsal einen ausgeprägten zentralen Kiel. Die Ornamentierung ist vermiculär, aber verhältnismäßig schwach entwickelt. Hornschildfurchen fehlen. Das unvollständige Peripherale und ein nicht näher zu lokalisierender weiterer Plattenrest weisen eine mit dem Pygale identische Ornamentierung auf und gehören möglicherweise zum selben Individuum. Die beiden

fragmentären Hypo- und Hyoplastron-Reste gehören zu einem wesentlich kleineren Individuum (Breite des Hyoplastrons 75 mm). Die ebenfalls vermikuläre Skulptur ist stärker als auf dem Pygale ausgebildet. Der mediane Bereich beider Platten (am Hypoplastron nur der postero-mediane) ist verhältnismäßig glatt.

Vergleiche:

Aufgrund der Form des Pygales und seiner Ornamentierung sind die Funde eindeutig der Gattung *Allaeochelys* zuzuordnen, eine auf das Eozän (Sparnacian bis Priabonian) beschränkte und für Europa endemische Gattung carettochelyider Weichschildkröten. Bemerkenswert ist die Größe des Pygales. Es entspricht einem Individuum mit einer Carapax-Länge von 500 mm oder mehr und ist damit der größte bisher nachgewiesene Fund der Gattung (bisher größter ca. 450 mm De Broin 1977: 226). Die Plastron-Fragmente weichen bezüglich der Ornamentierung etwas vom Pygale ab. Dies ist aber ontogenetisch erklärbar, da nach De Broin (1977) juvenile Individuen einerseits eine ausgeprägtere Skulptur besitzen, andererseits am Hyo- und Hypoplastron median glatt sind. Einen Vergleich auf Artniveau lassen diese fragmentären Funde nicht zu.

Zur Ökologie rezenter und fossiler Carettochelyiden

Die carettochelyiden Weichschildkröten sind rezent nur noch mit einer einzigen Art, der Papua-Weichschildkröte *Carettochelys insculpta*, auf Papua-Neuguinea, verbreitet. Nach Schultze-Westrum (in Grzimek 1980) bewohnt sie auf Papua die Flußsysteme und deren brackische Unterläufe. Die Gattung *Allaeochelys* ist hauptsächlich aus Süßwasser-Ablagerungen (z. B. Messel, Bassin de l'Agout, Tarn) bekannt. Ihre stratigraphisch jüngsten Funde jedoch stammen aus dem Melanienton A/B von Borken in Hessen (Gramann 1959, Schleich 1986) – Schichten aus denen marin-brackische, ästuare Einschaltungen bekannt sind (pers. Mitt. A. Müller, Leipzig). Auch wenn die marinen Adelholzener-Schichten (der das Pygale tragende Sedimentblock enthält weiterhin einen Wirbel eines Makrelen-Verwandten und die Wurzel eines Haifisch-Zahnes) nicht der primäre Lebensraum von *Allaeochelys* gewesen sein dürften, so kann man annehmen, daß sie in den Ästuaren der Flüsse lebte, die von den Inseln des Intrahelvetischen Hochs in das Molasse-Meer flossen.

Schönecker Fischschiefer im Galon-Graben

Ordnung Testudines Linne 1758

Familie Cheloniidae Gray 1825

Gattung *Glarichelys* Zangerl 1958

cf. *Glarichelys knorri* (Gray 1831)
(Taf. 2, Fig. 3, 4)

Material:

1 Coracoid (NKM 82), 1 Scapula (NKM 83) (ehemals Privat-Sammlung J. Pollerspöck, beide wahrscheinlich zu einem Individuum gehörig.

Maße (gemäß Zangerl 1953: Tab. 5):

Länge des Coracoids 28,5 mm; Länge des Processus ventralis scapularis >24 mm; Länge des Processus dorsalis scapularis 25,5 mm. Länge des Scapula-Halses 9,2 mm.

Beschreibung und Vergleiche:

Nach Zangerl (1953) können bei marinen Schildkröten die Proportionen des Schultergürtels taxonomische Anhaltspunkte liefern. Bei den wahrscheinlich zu einem Individuum gehörigen Funden des Schönecker Fischschiefers ist der Processus ventralis der Scapula distal nicht vollständig erhalten, dürfte jedoch nur unwesentlich länger und somit etwa von der Größe des Processus dorsalis scapularis gewesen sein. Die Länge des Scapula-Halses beträgt etwas mehr als ein Drittel der Länge eines Processus. Das Coracoid ist nur wenig länger als der Processus ventralis scapularis. Dieses Merkmalsgefüge läßt sich weder eindeutig auf den toxocheloiden noch auf den cheloniiden Typ (sensu Zangerl) beziehen. Sehr gute Übereinstimmungen existieren jedoch zu *Glarichelys knorri,* für die „ungefähr gleich lange Scapularfortsätze und ein nicht verlängertes Coracoid" diagnostisch sind (Zangerl 1958: 48 f., Abb. 19). Ein Vergleich mit dem Abguß des Holotypus der Art (BSP 1972 I 4) konnte dies bestätigen. Da der Schultergürtel allein für eine sichere Determination nicht genügt, wird hier die offene Nomenklatur verwendet.

Alle Funde vom Locus typicus der Art, dem Glarner Fischschiefer sind juvenil (ebenda). Nach den Verhältnissen am Holotypus gehören die Funde aus dem Galon-Graben ebenfalls zu einem juvenilem (oder subadulten) Individuum von ca. 15 cm Carapax-Länge.

Verbreitung und Ökologie von *Glarichelys knorri*

Neben dem Glarner Fischschiefer und den Meniliten des Karpatenflyschbeckens (Mlynarsky 1976) ist der Schönecker Fischschiefer nunmehr das dritte Fundgebiet von *Glarichelys knorri.* Das Alter der Fundschichten ist einheitlich der Eozän/Oligozän Grenzbereich, d. h. die Nannoplankton-Zone 21 (Dohmann 1991). Die Art ist demnach aus einem weiten Bereich der Paratethys (Ost-Schweiz bis polnischer Karpatenflysch) nachgewiesen. Als Angehörige der Familie Chelonidae besaß *Glarichelys* höchstwahrscheinlich eine ähnliche Ökologie wie die heutigen Meeres-Schildkröten, welche als Kosmopoliten küstennaher Bereiche warmer und tropischer Meere anzusehen sind. Da alle bisherigen Funde aus Fischschiefern oder Meniliten stammen (d. h. anaeroben fein-pelitischen Sedimenten mit sehr gutem Fossilationspotential für kleinere Vertebraten) ist zu vermuten, daß ihr stratigraphisch und geographisch eng begrenztes Vorkommen mit dieser besonderen Faziesentwicklung der Paratethys an der Eozän/Oligozän-Grenze im Zusammenhang steht.

K r e s s e n b e r g

Ordnung Testudines Linne 1758

Superfamilie Trionychoidea Gray 1873

Familie Trionychidae Bell 1828

Gattung *Trionyx* Geoffroy 1809

Trionyx sp.

Material:

1 hinteres Pleurale dex. (BSP 1960 I 334).

Beschreibung:

Das auf einem Schwarzerzblock erhaltene, 114 mm große Pleurale ist nahezu komplett (vgl. Hagn, Darga & Schmid, 1992: Taf. 4). Es stammt aus der rechten hinteren Panzerregion

(wahrscheinlich Pleurale 6) eines ausgewachsenen Individuums. Die für Weichschildkröten typische, vermikuläre Skulptur ist verhätnismäßig flach und eben.

Vergleiche:

Die vorliegende Platte läßt eine artliche Zuordnung nicht zu. Diese ist bei den Echten Weichschildkröten nur an weitestgehend kompletten Skelettfunden möglich. Immerhin ist eine Zugehörigkeit zur Gattung *Trionyx* Geoffroy 1806 relativ sicher, da alle kompletteren Funde post-paleozäner Weichschildkröten Europas zu dieser Gattung gerechnet werden können (Böhme 1995). Ein taxonomischer Bezug zu der obereozänen *Trionyx planus* Owen (*Trionyx* aff. *planus*, det. Schleich in Hagn, Darga & Schmid, 1992) erscheint mir nicht zutreffend, da einerseits diese Art nur auf unvollständigem Material begründet ist und andererseits im Gegensatz zum vorliegenden Fund die als diagnostisch erachtete Plattenskulptur „sehr grob" ausgebildet sein soll (Lydekker 1889: 18).

Ökologie rezenter und fossiler Echter Weichschildkröten (Trionychidae)

Der Lebensraum der rezenten Echten Weichschildkröten (oder auch Flußschildkröten) ist meist an ein fluviatiles Milieu gebunden. Sie besiedeln mit Fließgewässern in Verbindung stehende Stillgewässer oder größere Flüsse bis hin zu deren marin-brackischen Mündungsbereichen. Funde in marinen Sedimenten, wie hier am Kressenberg, sind deshalb nicht selten (z.B. in den oligozänen Meeressanden des Mainzer Beckens oder der Leipziger Bucht – eigene Daten). Sie belegen einen küstennahen Ablagerungsraum im Mündungsbereich eines größeren Flusses.

Dank

Für die kritische Durchsicht von Teilen des Manuskripts danken wir V. Fahlbusch (München), H. Hagn (München) und E. P. J. Heizmann (Stuttgart), sowie für wertvolle Hinweise Frau F. De Lapparent De Broin (Paris). Herr Dipl.-Geol. Kurt Kment übernahm in vollendeter Weise die Präparation des *Palaeochelys*-Panzers aus den Thalberg-Schichten und Herr G. Bergmeier (München) fertigte die Fotographien an. Besonderer Dank gebührt den Herren J. Pollerspöck (Stephansposching), R. Schmid (Prien), A. Speckbacher (Nußdorf/Aiging) und J. Wührl (†) (München) für die Überlassung des Fossilmaterials.

U. Göhlich dankt Frau Prof. A. von den Driesch und Herrn PD. Dr. J. Peters (beide Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München) für den Zugang zu der osteologischen Rezent-Vogelsammlung ihres Institutes.

Literaturverzeichnis

Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. & Van den Berge, J.C. (1993): Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. – Publ. Nuttall Ornith. Club, **23**: 779 S., 191 Abb.; Cambridge, Massachusetts.

Berger, F.-E. (1959): Untersuchungen von Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocänen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. – Palaeontographica, (A) **112** (1–4): 1–58, 6 Abb., 5 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

Blondel, C. (1997): Les ruminants de Pech Desse et de Pech du Fraysse (Quercy; MP28); évolution des ruminants de l'Oligocène d'Europe. – Geobios, **30** (4): 573–591, 3 Abb., 9 Tab.; Villeurbanne.

Bocheński, Zy. (1997): List of European fossil bird species. – Acta zool. cracov., **40**: 293–333; Kraków.

Böhme, M. (1995): Eine Weichschildkröte (Trionychidae) aus dem Untermiozän des Dietrichsberges bei Vacha/Rhön. – Mauritiana (Altenburg), **15** (3): 357–368; Altenburg.

Brodkorb, P. (1963): Catalogue of fossil birds: Part 1 (Archaeopterygiformes through Ardeiformes). – Bull. Florida State Museum (Biol. Sci.), **7** (4): 179–293; Gainesville.

Cheneval, J. (1984): Les Oiseaux Aquatiques (Gaviiformes à Ansériformes) du Gisement Aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France): Révision Systématique. – Palaeovertebrata, **14** (2): 33–115, 8 Taf.; Montpellier.

De Broin, F. (1977): Contribution à l'étude des Chéloniens. – Mémoires du Museum National d'Histore Naturelle, nouv. ser., Serie C, **38**: 366 S., 38 Taf; Paris.

Dohmann, L. (1991): Unteroligozäne Fischschiefer im Molassebecken. Sedimentologie, Nannoplankton, Foraminiferen, Paläogeographie. – I-V, 365 S., 61 Abb., 73 Tab., 21 Taf.; Unpubl. Diss., Lud.-Max.-Univ. München.

Engelmann, W.-E., Fritsche, J., Günther, R. & Obst, F. J. (1993): Lurche und Kriechtiere Europas. – 440 S., 324 Abb.; Radebeul (Neumann Verlag).

Gentry, A. W. & Hooker, J. J. (1988): 9. The Phylogeny of the Artiodactyla. – In: Benton, M. J. (Hrsg.): The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 2, Systematics Association Special Vol., **35** (B): 235–272, 10 Abb.; Oxford (Clarendon Press).

Gentry, A. W., Rössner, G. E. & Heizmann, E. P. J. (1999): Suborder Ruminantia. – In: Rössner, G. E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 225–258, 20 Abb., 1 Tab.; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).

Ginsburg, L., Morales, G. & Soria, D. (1994): The ruminants (Artiodactyla, Mammalia) from the Lower Miocene of Cetina de Aragón (Province of Zaragoza, Aragón, Spain). – Proc. Kon. Ned. Akad. V. Wetensch., **97** (2): 141–181, 15 Abb., 24 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.

Gramann, F. (1956): Schildkröten aus dem Melanienton von Borken. – Notizbl. Hessisch. Geol. L.-amt. Bodenforsch., **84**: 16–20, 1 Abb., Taf. 3; Wiesbaden.

Grigorescu, D. & Kessler, E. (1977): The Middle Sarmatian Avian Fauna of South Dobrogea. – Rev. Roum. Géol., Géophys. et Géogr., Géologie, **21**: 93–108, 5 Taf.; Bucuresti.

Grigorescu, D. & Kessler, E. (1988): New Contributions to the Knowledge of the Sarmatian Birds from South Dobrogea in the Frame of the Eastern Paratethyan Avifauna. – Rev. Roum. Géol., Géophys. et Géogr., Géologie, **32**: 91–97, 4 fig.; Bucuresti.

Grzimek, B. (1980): Grzimeks Tierleben – Enzyklopädie des Tierreichs, **6**: 2000 Abb.; München (Deutscher Taschenbuchverlag).

Hagn, H. (Hrsg.) (1981): Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht. Exkursionsführer zum 7. Europäischen Mikropaläontologischen Kolloquium Oberbayern, September 1981. – Geologica Bavarica, **82**: 408 S., 70 Abb., 13 Taf., 7 Tab.; München.

Hagn, H. & Darga, R. (1989): Zur Stratigraphie und Paläogeographie des Helvetikums im Raum von Neubeuern am Inn. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 257–275, 3 Abb., 1 Taf.; München.

Hagn, H., Darga, R. & Schmid, R. (1992): Siegsdorf im Chiemgau. Erdgeschichte und Urwelt. – 241 S., 20 Abb., 80 Taf.; Siegsdorf (Eigenverlag Gemeinde Siegsdorf).

Hagn, H. & Hölzl, O. (1952): Geologisch-Paläontologische Untersuchungen in der subalpinen Molasse des östlichen Oberbayerns zwischen Prien und Sur mit Berücksichtigung des im Süden anschließenden Helvetikums. – Geologica Bavarica, **10**: 1–208, 7 Abb., Taf. 1–8; München.

Hagn, H., Schlagintweit, F. & Steiger, T. (1991): Fremdartige Gerölle aus dem südhelvetischen Unter- und Mittel-Eozän von St. Pankraz am Haunsberg nördlich Salzburg. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **31**: 27–45, 1 Abb., 4 Taf.; München.

Hagn, H. & Wellnhofer, P. (1972): Der Kressenberg – eine berühmte Fossillagerstätte des bayerischen Alpenvorlandes. – Jb. Ver. Schutze Alpenpflanzen und -tiere, **38**, 1973: 1-35, 8 Abb., Taf. 1–4; München.

Harrison, C.J.O. (1975a): The taxonomic status of Milne-Edwards's Sulids. – Bull. Brit. Ornith. Club, **95** (2): 51-54; London.

Harrison, C.J.O. (1975b): *Empheresula*: new name for *Parasula* Harrison 1975. – Bull. Brit. Ornith. Club, **95** (4): 175; London.

Heinzel, H., Fitter, R. & Parslow, J. (1996): Pareys Vogelbuch (7. Auflage), 384 S.; Berlin (Parey).

Heissig, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Deutschlands und die Ökologie ihrer Huftiere. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol., **18**: 237–288, 7 Abb.; München.

Heizmann, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. – Ecl. geol. Helv., **76** (3): 781-852, 17 Abb.; Basel.

Heizmann, E. P. J. (1999): Family Cainotheriidae. – In: Rössner, G. E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 217–220, 3 Abb., 1 Tab.; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).

Heizmann, E. P. J. & Hessf, A. (1995): Die Mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN 6) und des Steinheimer Beckens (MN 7) – ein Vergleich. – In: Peters, D. E. (Hrsg.): Acta palaeornithologica. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **181**: 171–185, 2 Abb., 2 Taf.; Frankfurt a. M.

Howard, H. (1958): Miocene Sulids of Southern California. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Science, **25**: 1–15, 3 Abb., 3 Tab.; Los Angeles.

Howard, H. (1966a): Two Fossil Birds from the Lower Miocene of South Dakota. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Science, **107**: 1–8, 1 Abb.; Los Angeles.

Howard, H. (1966b): Additional avian recods from the Miocene of Shark tooth Will, California. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Science, **114:** 1–11, 1 Abb.; Los Angeles.

Howard, H. (1978): Late Miocene marine Birds from Orange County, California. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Sci., **290**: 1–26, 4 Abb.; Los Angeles.

Hürzeler, J. (1936): Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. – Abh. Schweiz. Palaeont. ges., **58** (1): 89 S., 51 Abb., 8 Taf.; Basel.

Janis, C. M. & Scott, K. M. (1987): The Interrelationships of Higher Ruminant Families with Special Emphasis on the Members of the Cervoidea. – Am. Mus. Nov., **2839**: 85 S., 19 Abb., 6 Tab.; New York.

Kashin, G. N. (1977): A new avian generic name to replace a preoccupied name. – Palaeont. J., **11** (3): 387; Washington.

Kuhn, W. (1990): Paleozäne und untereozäne Benthos-Foraminiferen des bayerischen und salzburgischen Helvetikums - Systematik, Stratigraphie und Palökologie. – Münchner Geowiss. Abh., A, **24**: 1–224, 6 Abb., 7 Tab., 36 Taf.; München.

Lambrecht, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. – 1024 S., 209 Abb.; Berlin (Gbr. Borntraeger).

Lydekker, R. (1889): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III, 53 Fig.; London.

Miller, L. & Bowman, R. I. (1958): Further bird remains from the San Diego Pliocene. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Science, **20**: 3–15, 1 Abb., 2 Tab.; Los Angeles.

Milne-Edwards, A. (1867-1871): Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France, I+II: 472 S. + 627 S.; Paris.

Milne-Edwards, A. (1867–1871): Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France, Atlas I+II: Taf. 1–96 + Taf. 97–200; Paris.

Mlíkovský, J. (1995): Tertiary Avian Localities of Europe. – Acta Univ. Carolinae, **39** (3–4): 846 S., 15 Abb.; Praha.

Mlynarski, M. (1976): Testudines. – In: Kuhn, O. (Hrsg.): Handbuch der Palaeoherpetologie, Teil 7: 116 Abb.; Stuttgart, New York (Gustav Fischer Verlag).

Perrins, C. M. (1996): Die große Enzyklopädie der Vögel, 420 S., 1300 Abb.; München (Orbis). [Originalausgabe (1990): The Illustrated Enzyclopaedia of Birds; London.]

Pervesler, P., Roetzel, R. & Steininger, F. F. (1995): Taphonomie der Sirenen in den marinen Flachwasserablagerungen (Burgschleinitz-Formation, Eggenburgium, Untermiozän) der Gemeindesandgrube Kühnring (Niederösterreich). – Jb. Geol. B.-A., **138** (1): 89–121, 19 Abb., 11 Tab.; Wien.

Pfeil, F. H. (1981): Eine nektonische Fischfauna aus dem unteroligozänen Schönecker Fischschiefer des Galon-Grabens in Oberbayern. – In: Hagn, H. (Hrsg.): Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht. Exkursionsführer zum 7. Europäischen Mikropaläontologischen Kolloquium Oberbayern, September 1981. – Geologica Bavarica, **82**, 357-388, 1 Tab., 3 Taf.; München.

Reis, O. (1896): Erläuterungen zu der geologischen Karte der Vorderalpenzone zwischen Bergen und Teisendorf. I. Stratigraphischer Theil. – Geogn. Jh., **8**, 1895: 1-155, 7 Abb.; Cassel.

Reiser, H. (1987): Die Foraminiferen der bayerischen Oligozän-Molasse. Systematik, Stratigraphie und Paläobathymetrie. – Zitteliana, **16**: 3–131, 27 Abb., 19 Taf; München.

Rössner, G. E. (1995): Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an Procervulus (Cervidae, Mammalia). – Münchner Geowissensch. Abh., (A) **29**: 127 S., 216 Abb., 118 Tab., 7 Taf.; München.

Schafhäutl, K. (1865): Beiträge zur näheren Kenntniss der bayerischen Gebirge und namentlich der bayerischen Voralpen. – N. Jb. Mineral., Geol. u. Palaeont., (**1865**): 14–30, Taf. 1; Stuttgart.

Schleich, H.-H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **48**: 1–372, 26 Abb., 19 Taf.; Frankfurt.

Schleich, H.-H. (1985): *„Palaeochelys" debroinae* n. sp. aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands mit Bemerkungen zur problematischen Gattung *Palaeochelys* (Testudines, Emydinae). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1985** (5): 277–284, 2 Abb.; Stuttgart.

Schleich, H.-H. (1986): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands – 6. Schildkröten- und Krokodilreste aus dem Braunkohletagebau Gombeth bei Borken (Hessen). - Lippische Mitt. Gesch. Landesk., **55**: 281–288, 1 Abb., 2 Taf.; Fritzlar.

Schleich, H. H., Kästle, W & Kabisch, K. (1996): Amphibiens and Reptiles of North Africa. – 630 S.; Koenigstein (Koelz Scientific Books).

Schlosser, M. (1925): Die Eocaenfaunen der bayerischen Alpen. I. Die Faunen des Unter- und Mitteleocaen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Abt., **30** (7): 207 S., Taf. 1–6, 2 Tab.; München.

Skeries, W. & Troll, G. (1991): Der Geröllbestand in Molassekonglomeraten des Chiemgaus (Bayern) und seine paläogeographischen Beziehungen zum alpinen Liefergebiet. – Z. dt. geol. Ges., **142**: 43–66, 5 Abb., 1 Tab.; Hannover.

Traub, F. (1953): Die Schuppenzone im Helvetikum von St. Pankraz am Haunsberg, nördlich von Salzburg. – Geologica Bavarica, **15**: 1–38, 4 Abb.; München.

Wetmore, A. (1938): A Miocene booby and other records from the Calvert Formation of Maryland. – Proc. U. S. Natl. Mus., **85**: 21–25, 2 Abb.; Washington.

Zangerl, R. (1953): The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelidae. – Fieldiana, Geology Memoirs, **3** (4): 137–277, 29 Taf.; Chicago (Natural History Museum).

Zangerl, R. (1958): Die oligozänen Meeresschildkröten vom Glarus. – Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, **73**: 5–56, 15 Taf.; Basel.

Tafel 1

Palaeochelys aff. *laurenti* (Bergounioux 1934); Thalberg-Schichten, unteres Egerium; hinteres, rechtes Plastron-Fragment (NKM 72), Länge 160 mm. Fig. 1 Ansicht von visceral, Fig. 2 seitliche Ansicht mit Blick auf die Inguinalstütze.

Tafel 2

Fig. 1: Sulidae indet., Thalberg-Schichten, unteres Egerium; Humerus in dorsocaudaler Ansicht, in situ (ca. $^1/_2$ nat. Größe).

Fig. 2: *Allaeochelys* sp., Adelholzener-Schichten, Lutetium; Pygale in situ (NKM 77), Länge des Pygales 67 mm.

Fig. 3: cf. *Glarichelys knorri* Gray 1831, (NKM 82), Schönecker Fischschiefer, Eozän/Oligozän-Grenzbereich; Coracoid in situ, nat. Größe.

Fig. 4: cf. *Glarichelys knorri* Gray 1831, (NKM 83), Schönecker Fischschiefer, Eozän/Oligozän-Grenzbereich; Scapula in situ, nat. Größe.

1
2

1
2
3
4

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	115–149	München, 15. 12. 1999

Stratigraphic Context, Systematic Position and Paleoecology of *Hippotherium sumegense* Kretzoi, 1984 from MN 10 (Late Vallesian of the Pannonian Basin)

By R.L. Bernor[1], T.M. Kaiser[2], L. Kordos[3] and R. S. Scott[4]

With 10 figures and 5 tables

Abstract

Sümeg is a late Vallesian (MN10) karst-fissure locality situated about 60 kilometers north of the western end of Lake Balaton. We update the biochronologic ranking of critical late Miocene (MN9 – MN12) Hungarian localities below based on the stage-of-evolution of murid, cricetid and anomalomyid lineages in order to securely place Sümeg's chronologic position. This diverse vertebrate fauna includes two species of hipparionine horses that we refer here to *Hippotherium sumegense* and *"Hipparion"* sp. small. *Hippotherium sumegense* has short, wide and shallow metapodials and is believed to be a late derived form of the Central European *Hippotherium* s.s. lineage. This species is believed to be the same as the one that appears in the Vallesian Austrian locality of Götzendorf. *"Hipparion"* sp. small is represented by very little material and as such has an indefinite phylogenetic position, but is plausibly related to the small radicle of the *Cremohipparion* lineage, and as such may represent an immigrant from the eastern Mediterranean. Our various analyses suggest that the larger species *Hippotherium sumegense* was a non-cursorial forest denizen with a significant browse component in its diet while *"Hipparion"* sp. small was likely a cursorial form that had a mixed graze-browse diet.

Kurzfassung

Die Fossilienlokalität Sümeg ist eine Karstspaltenfüllung des Oberen Vallesiums (MN10). Sümeg liegt etwa 60 km nördlich des westlichen Ausläufers des Balaton Sees (Ungarn). Um die chronostratigraphische Position von Sümeg zu ermitteln, wird die biostratigraphische Abfolge obermiozäner (MN9–MN12) ungarischer Fundstellen basierend auf Evolutionsstadien der Muriden, Cricetiden and Anomalomyiden herangezogen. Die artenreiche Wirbeltierfauna von Sümeg enthält zwei Arten hipparioniner Pferde, welche hier als *Hippotherium sumegense* and *„Hipparion"* sp. small angesprochen werden. *Hippotherium sumegense* hat kurze, breite und

[1]) R. L. Bernor, College of Medicine, Department of Anatomy, Laboratory of Evolutionary Biology, Howard University, 520 W St. N.W., Washington D.C. 20059, USA; raybernor@compuserve.com

[2]) T. M. Kaiser, Institute and Museum of Zoology, University of Greifswald, D-17489 Greifswald, Germany; kaiser@mail-greifswald.de

[3]) L. Kordos, Museum, Hungarian Geological Institute, Budapest, Hungary; kordosl@compuserve.com

[4]) R. S. Scott, Department of Anthropology, University of Texas at Austin, Austin, Texas 78712-1086, USA; rscott@mail.utexas.edu

Figure 1: Map of Hungarian Neogene Stratotype Localities.

flache Metapodien, und wird als späte abgeleitete Form der mitteleuropäischen *Hippotherium s.str.* Linie eingestuft. Es ist wahrscheinlich, daß es sich hierbei um die gleiche Art handelt, die an der vallesischen Lokalität Götzendorf (Österreich) auftritt. „*Hipparion*" sp. small ist nur durch sehr wenig Material belegt. Die phylogenetische Stellung dieser Art ist daher schwer zu bestimmen. Die Art ist jedoch am ehesten mit der kleinen Stammgruppe der *Cremohipparion*-Linie in Verbindung zu bringen. Sie dürfte als solche ein Migrant aus dem östlichen Mittelmeerraum sein.

Unsere Analysen weisen darauf hin, daß es sich bei der großwüchsigeren Art *Hippotherium sumegense* um einen non-cursorialen Waldbewohner handelte, dessen Diät größere Anteile weicher Blattnahrung (browse) umfaßte. Die kleinwüchsigere Art „*Hipparion*" sp. small war wahrscheinlich eine cursoriale Form, deren Ernährungsweise eine intermediäre Position zwischen browser (Konzentratselektierer) und grazer (Grasfresser) einnahm.

1 Introduction

The vertebrate locality of Sümeg is situated in the Central Transdanubian Mountains, Hungary, close to the town of Sümeg (N46 57' 55", E17 17' 27"; fig. 1). The locality is situated in the late Cretaceous limestone Gerinc Quarry (Ugod Limestone Formation). Here, late Miocene red clay sediments accumulated in karstic fissures with abundant fossil vertebrates. The fossil vertebrate fauna was first collected by a local fossil hunter, L. Kovacs, and later further exploited by the geologist, J. Fulöp. In 1967, Professor Miklos Kretzoi undertook a major excavation of the Miocene Sümeg vertebrate locality, and his work forms the basis of our

knowledge about the fauna. Subsequent to Kretzoi's excavation, continued mining at the quarry eventually destroyed the fossil-bearing fissures. The geological context of Sümeg has been dealt with previously in Haas et al. (editors, 1984), and the vertebrate fauna has been reported in Hungarian by Kretzoi (1984).

The Sümeg Miocene karst fissure has yielded 61 vertebrate taxa (Kretzoi, 1984) and Kordos (1989) followed studying some groups of rodents. Kretzoi (1969) proposed a new stage, the "Sumegium" which he biochronologically correlated as an intermediate stage between the older "Csakvarium" and younger "Hatvanium" of the Late Pannonian Stage. Kretzoi (1969) characterized the "Sumegium" as: "An assemblage of species most closely related to the Hipparion faunas of southern Europe, Greece, Spain, Italy (*"Pentaglis", Progonomys, Rotundomus*, etc) with Asiatic elements (Ovinae) as well as surviving elements from earlier (Central Paratethys) times." Kretzoi & Pecsi (1982) correlated Sümeg with MN12 and Csákvár with MN11 of the European mammal biochronologic system (Mein, 1975, 1979, 1989; Fahlbusch, 1991). Later, Kretzoi (1987) correlated the "Sumegium" with late MN11 or early MN12 (the early late Pannonian), with an age estimation of between 9.2 and 7.5 m.y. Rabaeder (1985) correlated both Sümeg and Csákvár with MN11. Kordos (1992) has correlated Sümeg with MN10 based on the occurrence of *Progonomys,* and Csákvár with MN11 based on the occurrence of *Parapodemus*, and the stage-of-evolution of various anomalomyid species.

1.1 Biochronology of Late Miocene Carpathian Basin Small Mammal-Bearing Localities (MN9-12):

A biochronology of small mammal bearing localities has recently emerged for the Carpathian Basin. Critical to this biochronology are lineages of Muridae, Cricetidae and Anomalomyidae. We provide an updated correlation based on these groups below.

Muridae – *Progonomys* is believed to be absent in the Carpathian Basin during all of MN9 (Rögl et al., 1993; Rögl & Daxner-Höck, 1996). Later, at the locality of Sumegprága (MN10), two species of *Progonomys*, *P. hispanicus* and *P. woelferi*, are found in the absence of the more advanced murid *Parapodemus,* but together with *Pannonicola brevidens* and *Anomalomys petteri* (Kordos, 1992). Kohfidisch and Sümeg (late MN10 or early MN11) both record the co-occurrence of *Progonomys* and *Parapodemus* (Bachmayer & Wilson, 1970; Kretzoi, 1984). The Lake Balaton (Hungary) locality of Tihany (MN11; Kordos et al., in prep.) and Csákvár (Kretzoi, 1954) both record the occurrence of *Parapodemus*, while at the same time they lack *Progonomys*.

Cricetidae – *Democricetodon* and *Eumyarion* last appear in the Carpathian Basin during MN9. The cricetids *Kowalskia* (*"Neocricetodon"*), of the lineage that includes *K. fahlbuschi,* occur in Kohfidisch (Bachmayer & Wilson, 1984). The Sümeg species *"Neocricetodon" transdanubicus* (Kretzoi, 1984) has a morphology similar to *K. fahlbuschi* (Kordos, 1992). The Csákvár species *"Neocricetodon" schaubi* is more similar to the Tardosbánya taxon *Karstocricetus skofleki* than to *K. fahlbuschi* (Kordos, 1992).

Anomalomyidae. – The Carpathian Basin has yielded abundant remains of Anomalomyidae which reveals the following evolutionary lineage: *A. gaudryi – A. rudabanyensis – A. petteri. Anomalomys gaudryi* first occurs both at the Hungarian locality of Hasznos (Kordos, 1989) and Neudorf Sandberg (Schaub & Zapfe, 1953), both correlated with MN 6. *Anomalomys rudabanyensis* is recognized in the Carpathian Basin from the MN9 locality of Rudabánya (Kordos, 1989) and in Germany from the MN9 locality of Hillenlohe (Germany; Bolliger, 1996). This species would appear to be related to the *A. gaudryi* group as represented at Belchatów A (Poland, MN9, Kowalski, 1994). Some newly discovered and partly unpublished

Vallesian samples of *Anomalomys* have been recorded from Grintzev (Ukraine) and Götzendorf (Austria; Zapfe et al., 1993) exhibiting a transitional morphology between *A. rudabanyensis* and *A. petteri* (= *Prospalax, Allospalax*). *Anomalomys petteri* is recorded from several late MN10 and MN11 localities of the Carpathian Basin (Kordos, 1989, Bolliger, 1999).

Based on the co-occurrence of *Progonomys, Parapodemus, Kowalskia fahlbuschi* and *Anomalomys petteri,* the Sümeg fauna would appear to correlate closely with Kohfidisch, near the MN10-MN11 transition. The biochronologic sequence of the better known Carpathian Basin MN9-MN12 small mammal-bearing localities is currently believed to be as follows: Rudabánya >Götzendorf >Sumegprága >Kohfidisch >Sümeg >Tihany >Csákvár >Tardosbánya. The Tihany locality has recently become a critical section where rodent biostratigraphy is being coupled with magnetostratigraphy (Kordos et al., in prep.). Thus far, *Parapodemus* occurs without *Progonomys* at Tihany. Also, *Anomalomys petteri* is present (belonging to the "*Neocricetodon fahlbuschi-Allospalax petteri* Zone"). The Tihany section would appear to record the C4An lower boundary (ca. 9.0 Ma, Kordos et al., in prep.; Steininger et al., 1996: Fig. 2.2, pg. 13), as well as the *Congeria balatonica* Zone, giving a maximum age for the lowermost fossil mammal bearing horizons, and the lower boundary for MN11 in the Carpathian Basin. Sümeg would by our correlations be older than the Tihany faunas and have a minimum age of not less than 9.0 Ma giving a congruent result with previous correlations of MN10 being between 9.5 and 9.0 Ma. (Steininger et al., 1996; Rögl & Daxner-Höck, 1996). The Sümeg hipparion which we describe herein is very similar to the Götzendorf hipparion and reopens the issue of whether murids do or do not appear in late MN9 of the Pannonian Basin and are controlled in their occurrence by paleoecologic or taphonomic factors (re: Bernor et al., 1993; Rögl et al., 1993).

2 Materials and Methods

Kretzoi (1984) reported 18 hipparion teeth and approximately 120, mostly very fragmentary postcranial remains including limb bones, vertebrae and ribs. Table 1 here lists all of the complete material available for our study including the Holotype specimen of "*Hipparion*" *brachypus sumegense* Kretzoi 1984 (MAFIV13242).

We use both continuous and discrete variables here to analyze the hipparion assemblage under consideration. The continuous variables used follow the 1981 American Museum of Natural History Workshop on hipparion research published and illustrated initially by Eisenmann et al. (1988) and again later by Bernor et al. (1997) who added measurements for some less common postcranial elements and the maxillary and mandibular cheek teeth. These measurements have been used by a number of investigators. We further employ 49 discrete morphological character states of the skull, mandible and dentition to evaluate morphologic variability and evolutionary relationships of the taxa under consideration (re: Bernor et al., 1996 and Bernor & Armour-Chelu, 1996; for the most recent update). In a number of studies Eisenmann (re: 1995 for a comprehensive summary) has used log10 ratio diagrams to evaluate differences in hipparion metapodial proportions as a basis for recognizing taxa and interpreting their evolutionary relationships. Here, we also employ ratio diagrams with metapodials to assist in our taxonomic decisions and to better interpret functional and evolutionary trajectories of hipparion locomotor systems. We believe that metapodial morphology may well be subject to a great deal of homoplasy and that it is better to incorporate ratio diagrams into a broader analytical research design that considers other anatomical regions.

In our bivariate analyses we use two Central European populations as standards to which we can compare all other assemblages used in this study: Höwenegg (10.3 Ma [Swisher, 1996;

Woodburne et al., 1996, 1996a; Bernor et al., 1997]; Hegau, southern Germany) and Eppelsheim (ca. 10.5 Ma [Bernor et al., 1996]; Rheinhessen, Western Germany). Both of these populations are believed to be "biologically uniform", including only a single primitive species, *Hippotherium primigenium*. The Höwenegg population is particularly useful for postcranial comparisons, while Eppelsheim is superior for maxillary and mandibular cheek tooth comparisons because the teeth are most often found without the associated jaws (allowing height measurements), and are more numerous than in the Höwenegg population. Together, these populations allow us to evaluate the size and proportions of the Rudabánya and Sümeg hipparions with a phylogenetic perspective.

2.1 Principal Component Analysis

Principal components analysis (PCA) can be used to identify the major sources of variability in a sample and plots of principal components can be used to identify potential discrete subsets of a sample. Therefore, we have elected to employ principal components analysis of continuous variables for evaluation of the third metacarpal (MCIII) type specimen of "*Hipparion brachypus sumegense*". The continuous variables used follow the 1981 American Museum of Natural History workshop on hipparion research published and illustrated initially by Eisenmann et al. (1988). The six variables used in this analysis were M2, M3, M4, M5, M10, and M12. The raw measurements for each element were all divided by the geometric mean of the measurements for that element (GEOMEAN) and these GEOMEAN corrected measurements were used in the principal components analysis (Jungers et al., 1995). Principal components analysis of the covariance matrix for complete MCIII's was computed using SAS. This analysis included 96 third metacarpals from Sümeg, Rudabánya, Csákvár, Baltavar, Polgardi, Sinap, Esme Akçakoy, Höwenegg, Inzersdorf, Eppelsheim, Inzersdorf, Dorn Dürkheim, Gols, and Xmas Quarry (North America).

While the GEOMEAN correction used for the principal components analysis is designed to correct for the effects of body size, it remains the case that the Höwenegg sample may represent a somewhat larger hipparion species (Bernor et al., in prep.). Thus, an explicit investigation of scaling is in order. With this in mind, body mass estimates were made for the sample of MCIII's included in our principal component analysis whenever possible. These estimates were derived using the regression formulae of K. Scott (1990). These equations were used to estimate body mass based on M3 (mid-shaft breadth), M4 (mid-shaft depth), M5 (proximal articular surface breadth), M6 (proximal articular surface depth), and M10 (breadth across distal supra-articular tuberosities). The mean of these estimates was taken as an overall estimate of body mass. Thus, estimated body mass is the mean of estimates based on non-length measurements following both the formulae and methodology of K. Scott (1990). Since M6 was included in the determination of estimated body mass and was not available for all specimens in our PCA, only 90 of these specimens have associated estimated body masses. We regard this estimate as useful for making body mass comparisons between MCIII specimens but as yet estimates based on MCIII's are not strictly comparable to estimates similarly derived for MTIII's. Least squares regressions between estimated body mass and logged measurements for the complete MCIII sample and the Höwenegg sample alone were undertaken to identify potential scaling relationships between variables. These regressions also allowed the computation of residuals for key variables as an alternative method of size correction.

2.2 Microwear analysis and analysis of macroscopic occlusal wear features

Light microscopic investigation of occlusal surfaces was carried out with an Olympus SZH10 stereo microscope. Specimens were coated with ammonium chloride (NH_4CL). Black and white photographs were taken with a Kontron 3012 (Carl Zeiss Jena) high resolution digital camera at 4500x3200 pix. SEM investigation has been carried out using replica technique as described. After cleaning specimens with acetone and varnish remover (Zip-Strip, Star Bronce Company, Alliance, Box 2206, Ohio 44601–0206) (re: HAYEK, et al. 1992), molds were taken using Provil novo Monophase (Heraeus Kulzer) polysiloxane dental molding material. Replicas are reversed using epoxy resin Injektionsharz EP (Recki-Chemiewerkstoff Co, D-44629 Herne). The replicas were mounted on Al-stabs, using conductive-C cement (Neubauer Chemikalien, D-48031 Münster) and sputter coated with 25µ Gold employing an Edwards Sputter Coater S15 0B. Investigation was carried out with a Zeiss DSM 940A Scanning Electron Microscope at 4–5kV. Images were taken on Kodak TMAX 100.

Microwear analysis was undertaken using a qualitative approach. Following HAYEK et al. (1992), SEM micrographs were taken of the occlusal surface of the ectoloph just labial to the paracone. Photographs were taken perpendicular to the occlusal surface with a standard magnification of 500 X. Due to the small number of Sümeg specimens, our sample could not be restricted to upper M2 as advocated by HAYEK et al. (1992). We include all Sümeg upper and lower cheek teeth in this study (Tables 2–3) and have selected a sample of upper cheek teeth for comparison with hipparion specimens from Eppelsheim and Rudabánya. The overall appearance of the microwear features is interpreted in terms of dietary reconstruction following HAYEK et al. (1992) and SOLOUNIAS & HAYEK (1993). When the ratio of length to width is less than, or about equal to four it is termed a pit. When the length to width ratio is more than four it is termed a scratch (TEAFORD & ROBINSON, 1987 and SOULONIAS et al., 1988).

2.3 Abbreviations and Conventions

AMNH – American Museum of Natural History, New York
HLMD – Hessisches Landesmuseum, Darmstadt
MAFI – Hungarian Geological Institute Museum (MAFIV indicates vertebrate collection of the MAFI).
NHMW – Naturhistorisches Museum, Wien
SENK – Senckenbergmuseum Frankfurt
SMNK – Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe.

The taxon *Hipparion* has been applied in a variety of ways by different authors. We follow definitions provided in BERNOR et al. (1996, 1997).

2.4. Measurements

Measurements are in millimeters (mm) (all measurements as defined by EISENMANN et al., 1988 and BERNOR et al., 1997 and rounded to 0.1 mm).

tx refers to maxillary teeth

tm refers to mandibular teeth

Table 1: Measurements on Sümeg hipparions. MAFI NO. = Hungarian Geological Institute Museum specimen accession number; NO = specimen number of teeth provisionally assigned in text for discriminating individuals; SPECIES = Hsum refers to *Hippotherium sumegense,* Hipsm to Hipparion" sp (small). BONE = skeletal element (tx = maxillary tooth, tm = mandibular tooth, ast = astragalus, mciii = metacarpal III; mtiii = metatarsal III; radii = radius, tibia = tibia;), S = side (rt = right, lt = left), M = measurement number. Measurements follow EISENMANN et al. (1988) and BERNOR et al. (1997).

MAFI NO.	NO	SPECIES	BONE	S	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	M13	M14
MAFIV13246A		Hsum	ast	1	56.1	57.2	29.2	58.6	45.6	31.2	48.9							
MAFIV13246B		Hsum	ast	1	51.9	52.6	26.5	52.7	39.6	29.0	42.9							
MAFIV13246C		Hsum	ast	2			28.6	59.3	45.1	29.6	42.7							
MAFIV13246D		Hsum	ast	2	49.8		28.2	54.0	43.7	32.7	39.0							
MAFIV13246E		Hsum	ast	1			24.6											
MAFIV13242		Hsum	mciii	2	193.1	187.2	29.3	20.2	37.7	25.7	32.9	11.8	5.2	36.8	33.9	25.9	22.6	24.8
MAFIV13244A		Hsum	mciii	1			30.9	22.2	40.8	26.7	33.7	12.1	4.0					
MAFIV13244B		Hsum	mciii	2			28.7	22.2	39.6	27.9	33.7	11.4	5.1					
MAFIV13244C		Hsum	mciii	1					35.8	27.4	30.3	12.0	4.8					
MAFIV13244D		Hsum	mciii	2					37.1	25.9	32.5	10.2	5.3					
MAFIV13244E		Hsum	mciii	2			27.3	18.7	36.9	25.3	31.7	10.1	6.1					
MAFIV13244F		Hsum	mciii	1			30.0	19.3	35.5	26.4	31.7	10.0	4.2					
MAFIV13244G		Hipsm	mciii	1					31.4	21.8	28.4	9.4	4.8					
MAFIV13245B		Hsum	mciii	1			28.6	20.0	36.0	25.7	31.9	11.3	6.3					
MAFIV13245C		Hsum	mciii	2			28.7	21.1						35.5	34.0	26.3	22.6	24.6
MAFIV13245D		Hsum	mciii	1										39.3	37.7	28.4	24.0	25.5
MAFIV13245E		Hsum	mciii	1			30.5	20.9		27.7			5.0					
MAFIV13245F		Hsum	mciii	1										34.8	33.1	27.7	23.6	25.4
MAFIV13245G		Hsum	mciii	2										37.9	34.4	22.2	23.4	25.3
MAFIV13245H		Hsum	mciii	2										35.5	34.0	24.7	21.6	24.0
MAFIV13245I		Hsum	mciii	2											35.1	26.0	22.1	23.1
MAFIV13245J		Hsum	mciii	1										37.0	34.1	26.7	23.9	25.5
MAFIV13245K		Hsum	mciii	2										38.4	37.0	28.5	24.3	25.7
MAFIV13245L		Hsum	mciii	2										38.8	37.3	27.5	23.3	26.2
MAFIV13244H		Hsum	mtiii	1						32.5								
MAFIV13244I		Hsum	mtiii	1			31.0	28.0	41.7	34.8	38.6	10.1	6.3					
MAFIV13245A		Hsum	mtiii	2										38.6	36.2	29.4	23.4	26.7
MAFIV13245M		Hsum	mtiii	2			29.8	26.8						37.2		28.6	25.0	
MAFIV13245N		Hsum	mtiii	1										36.4	34.2	30.3	24.5	27.0
MAFIV13245O		Hsum	mtiii	1										38.0	36.3	30.8	24.9	28.4
MAFIV13259		Hsum	radii	2					59.7	33.9	66.0							
MAFIV113259A		Hsum	tibia	1			44.2	28.7			64.9	41.8						
MAFIV13259B		Hsum	tibia	1			44.5	28.2			60.9	39.9						
MAFIV13257		Hsum	tmdP2	1	31.9	28.9	10.4	8.4	12.9	9.4	13.7	7.3	8.3	14.3				
MAFIV13266E	5b	Hipsm	tmM1	2	21.9	21.2	14.4	6.9	10.3	12.0	14.1	10.6	10.0	40.5				
MAFIV13266F	3b	Hsum	tmM1	1	25	22.1	14.6	8.3	10.6	11.8	14.1	10.7	10.3	43.4				
MAFIV13266G	3c	Hsum	tmM2	1	26.6	22.2	13.4	8.7	11.2	10.9	12.0	9.2	8.9	43.4				
MAFIV13267C		Hsum	tmM3	2	27.3	27.6	9.8	5.0	7.2	11.8	11.5	10.3	9.3	17.6				
MAFIV13266A	1a	Hsum	tmP2	2	29.4		11.9	7.9	13.5	11.6	14.2	10.8	13.5	29.7				
MAFIV13266H	6	Hipsm	tmP2	1			11.9	6.9	11.4	12.9		11.4	13.2					
MAFIV13266B	1b	Hsum	tmP3	2	26.5	23.3	14.3	8.2	13.3	14.4	14.4	13.8	13.8	40.7				
MAFIV13267B		Hsum	tmP3	2	21.6	21.2	12.7	7.1	9.4	15.1	15.6	13.0	12.1	18.4				
MAFIV13266C	1c	Hsum	tmP4	2	27	23.6	12.7	8.4	12.9	13.0	15.7	11.5	11.9	46.8				
MAFIV13266D	3a	Hsum	tmP4	1	27.9	23.7	14.8	8.3	13.7	14.0	14.3	12.8	14.5	38.4				
MAFIV13266G	5a	Hipsm	tmP4	2	22.5	20.9	12.1	6.6	10.3	13.8	12.4	11.9	10.1	29.9				
MAFIV13267A		Hsum	tmP4	1	26.5	22.9	13.0	7.4	13.0	14.0	15.0	11.0	11.7	48.8				
MAFIV13266C		Hsum	txM1	1	21.2	19.3			28.6	1	8	5	3	6.6	4.5			
MAFIV13266D	7	Hipsm	txM1	1	22.1	18.7	22.3	21.4	30.8	3	8	5	2	5.3	3.4			
MAFIV13266E	4	Hsum	txM2	2	22.9	20.9	23.2	22.9	34.4	7	5	5	5	6.5	4.3			
MAFIV13266A	2a	Hsum	txP2	1		29.4	22.0	20.8	23.7	2	6	6	3	6.9	4.1			
MAFIV13267A		Hsum	txP2	2	31.3	30.8	23.3	22.0	27.7	4	4	7	3	7.3	4.6			
MAFIV13267B		Hsum	txP2	1			23.0	23.9	30.1	5	8	8	3	5.6	4.1			
MAFIV13266D	2b	Hsum	txP3	1	24.4	22.2	23.8	23.5	29.0	6	7	6	2	6.7	4.2			
MAFIV13267C		Hsum	txP3	1	24.8	20.8	23.4	22.8	32.0	2	2	4	2	7.3	4.2			
MAFIV13266B	2c	Hsum	txP4	1	22.2	20.6	21.9	22.1	32.9	4	8	5	1	7.2	5.3			

2.5. Anatomical Descriptions

The osteological nomenclature has been adapted from NICKEL et al. (1986). GETTY (1982) was also consulted for morphological identification and comparison. Hipparion monographs by GROMOVA (1952) and GABUNIA (1959) were cited after the French translations.

Cheek tooth ontogenetic stages are: 0 = unerupted; 1 = just erupted, early wear, juvenile; 2 = tooth with entire occlusal face worn but not yet to the middle of the tooth; 3 = middle stage-of-wear; 4 = very worn tooth.

Character state tables have the following abbreviations:

C refers to character state by number as given in the Legend for tables 1 and 2
MAFI NO. = HGI Museum accession number
NO. = number provisionally assigned here to clarify likely individual association.
SPECIES = Hsum refers to *Hippotherium sumegense,* Hipsm to "Hipparion" sp (small).
BONE = skeletal element (tx = maxillary tooth, tm = mandibular tooth).
S = side (rt = right, lt = left).

The bivariate plots are keyed to specific localities by letters. We use RÖGL & DAXNER-HÖCK (1996), STEININGER et al. (1996), SWISHER (1996), and WOODBURNE et al. (1996, 1996a) for our age estimates. The localities referred to in the bivariate plots that follow include:

A = Altmansdorf (MN9, Pannonian D-E, ca. 10.5+ Ma), Austria
C = Csákvár (MN11), Hungary
D = Dorn Dürkheim (MN11), Germany
E = Eppelsheim (MN9, ca. 10.5 Ma), Germany
G = Gaiselberg (MN9, Pannonian C, ca. 11 Ma), Austria
H = Höwenegg (MN9, 10.3 Ma), Germany
I = Inzersdorf (MN9, Pannonian D-E, ca. 10.5 Ma), Austria
L = Gols (MN10), Austria
P = Prottes (MN10), Austria
R = Rudabánya (MN9, ca. 10 Ma), Austria
S = Sümeg (MN11), Hungary
T = Sinap (MN9-10; 10.8-9 Ma), Turkey [only 2 critical specimens included herein]

3 Distribution of Morphological Characters

3.1 Discrete Characters of the Skull

3.1.1 Maxillary Cheek Teeth

Table 2 gives the character state distribution of maxillary teeth from the Sümeg sample. BERNOR & FRANZEN (1997; Dorn Dürkheim) and BERNOR et al. (1997; Höwenegg) made detailed studies of character state distribution of all teeth and found degrees of variation depending both on the tooth's stage-of-wear and the particular character state in question. The Dorn Dürkheim (DD) sample showed a higher degree of variability than the Höwenegg (Hö) population in both discrete and continuous variables. This is probably due to some degree of time averaging in the DD sample versus the geologically "nearly instantaneous" accumulation of the Hö sample (re: WOODBURNE et al., 1996a). There is a small sample of maxillary cheek teeth from Sümeg that has been evaluated using our character state scoring below, and compared to the primitive condition for Central European *Hippotherium primigenium* (re: BERNOR et al., 1997).

Character 17 is the curvature of the maxillary cheek teeth. As in *Hippotherium primigenium*, curvature is moderate (state = B).

Character 18 is maximum cheek tooth crown height. As for all members of the *Hippotherium* lineage, maximum crown height of this sample was between 40 and 60 mm (state = C).

Character 19 is maxillary cheek tooth fossette ornamentation. As in *Hippotherium primigenium*, the enamel plications are complex (state = A). Moreover, in this sample there is a very strongly developed bucco-lingual groove across the mesostyle-protocone. This groove creates high sharp crests along the midline of the prefossette and postfossette. We provide further interpretations to this below in the macroscopic occlusal wear portion of our manuscript.

Character 20 is the morphology of the posterior wall of the postfossette. Whereas more primitive species of North American *Cormohipparion* and Turkish *Cormohipparion* have a moderate incidence of fusion of the postfossette with the posterior wall of the tooth, it is less marked in *Hippotherium primigenium* and entirely absent in the Sümeg sample (state B).

Character 21 is pli caballin morphology. In *Hippotherium primigenium* state A, double pli caballins, is a fairly consistent state in middle 1/2 wear. The Sümeg sample is derived in having some incidence of a single pli (state = B).

Character 22 is the morphology of the hypoglyph. In *Hippotherium primigenium* the prevailing state is B, deeply incised and infrequently encircled hypocone. In the Sümeg sample the hypoglyph in all but one individual is state B; this other individual expresses a slightly less incised hypoglyph (state = C).

Character 23 is protocone shape. This character can vary tremendously in all hipparion populations. In the Sümeg population most protocones are oval (= C), but some lingual flattening (= E) occurs in two individuals.

Character 24 is isolation of the protocone. Rarely, and almost only in late wear, the protocone forms an open connection with the protoloph (state A). In the Sümeg population the protocone is always isolated from the protoloph (= B).

Character 25 is the occurrence of a protoconal spur, clearly a primitive character in hipparions that occurs with modest frequency in *Hippotherium primigenium* (Bernor & Franzen, 1997). In the Sümeg population the protoconal spur is absent in all specimens (= C) except a single individual (= B) where it is very reduced.

Character 26 is premolar protocone/hypocone alignment. In Höwenegg *Hippotherium primigenium* this state is always B, protocone more lingually placed than the hypocone; it is so in the Sümeg population.

Character 27 is molar protocone/hypocone alignment. State A, anteroposterior alignment, occurs more frequently in molars than in the premolars. Amongst molars, it occurs most frequently in M3 due to the labiolingual compression of its crown. In the one M1 and one M2 of the Sümeg sample, the protocone is placed lingual to the hypoglyph (= B).

3.1.2 Mandibular Cheek Teeth

Table 3 provides the character state distribution of mandibular cheek teeth. Bernor et al.'s (1997) and Bernor & Franzen's (1997) study of the Höwenegg and Dorn Dürkheim populations of *Hippotherium primigenium* revealed that mandibular cheek tooth character states were more variable than the maxillary ones in these populations. Yet, in middle stage-of-wear there is reasonable stability for many mandibular cheek tooth characters. We have no other comparable data on mandibular cheek teeth for any Old World hipparion other than those from the German late Miocene.

Table 2: Character state distribution of Sümeg maxillary cheek teeth. MAFI NO. = Hungarian Geological Institute Museum specimen accession number; NO = specimen number of teeth provisionally assigned in text for discriminating individuals; SPECIES = Hsum refers to *Hippotherium sumegense,* Hipsm to Hipparion" sp (small). BONE = skeletal element (tx = maxillary tooth). For character state identification (C17-C27) see Legend.

MAFI NO.	NO	SPECIES	BONE	S	A	C17	C18	C19	C20	C21	C22	C23	C24	C25	C26	C2
MAFIV13266D	7	Hipsm	txM1	rt	3	B	C	A	B	B	B	E	B	C		B
MAFIV13266E	4	Hsum	txM2	lt	3	B	C	A	B	B	B	CE	B	C		B
MAFIV13266A	2a	Hsum	txP2	rt	3+	B	B	A	B	A	C	C	B	B	B	
MAFIV13266D	2b	Hsum	txP3	rt	3	B	C	A	B	C	B	C	B	C	B	
MAFIV13266B	2c	Hsum	txP4	rt	3+	B	C	A	B	A	B	C	B	C	B-	

Character 32 is the morphology of the premolar metaconid. There are two different states in the Sümeg sample: one which is a simple rounded morphology (= A) and another which is more elongate and sub-square/round shape (= B/AE); the latter state is derived compared to *Hippotherium primigenium.*

Character 33 is molar metaconid morphology. There is a single m1 (specimen #5b) which conforms closely to the simple rounded morphology (= A) of the premolar metaconids and, in fact may be of the same individual (specimens #5a and #5b; Tables 1 and 3). Two additional premolar specimens (#3b and #3c) have elongated and sub-rounded metaconids (= BA).

Character 34 is premolar metastylid morphology. Again, there are two prevailing states in the Sümeg sample: subsquare/rounded (= AE; smaller form) and irregular shape (= D; larger form). State AE is found in Central European *Hippotherium primigenium*, while state D is derived and reported in the Götzendorf (Vienna Basin) hipparion (Bernor et al., 1993; Rögl et al., 1993).

Character 35 is occurrence of the premolar metastylid spur. *Hippotherium primigenium* occasionally expresses the metastylid spur (state A), with the highest frequency being on p2 (Bernor & Franzen, 1997; Bernor et al., 1997). The Sümeg sample expresses state A strongly in the larger form, but lacks it altogether in the small form.

Character 36 is molar metastylid morphology. There is one small individual m1 (specimen #5b), and this specimen exhibits the angular/square morphology (= CE) typically found in *H. primigenium.* This morphology is also found in the two specimens belonging to the large form (#3b and #3c).

Character 37 is the occurrence of molar metastylid spurs. There is an m1 in our sample (specimen #5b) that belongs to the small morph, and this specimen lacks the metastylid spur (= B). This is an advanced character for Old World hipparion. Two molars belonging to the large morph (specimens #3b and #3c) have metastylid spurs (state A).

Character 38 is premolar ectoflexid morphology. Rarely, *Hippotherium primigenium* exhibits state B whereby the ectoflexid projects between metaconid and metastylid, and most usually this is in p2. The entire Sümeg sample exhibits state A.

Character 39 is molar ectoflexid morphology. The usual state is B for molars and this is the state exhibited in the Sümeg sample.

Character 40 is pli caballinid morphology. The prevailing state in the Sümeg population is B, single or rudimentary, with three individuals exhibiting state C (absent).

Character 41 is protostylid morphology. The Sümeg sample is derived in mostly exhibiting reduced, small pointed projection limited to the lower aspect of the crown (= F). In one worn

Table 3: Character state distribution of Sümeg mandibular cheek teeth. MAFI NO. = Hungarian Geological Institute Museum specimen accession number; NO = specimen number of teeth provisionally assigned in text for discriminating individuals; SPECIES = Hsum refers to *Hippotherium sumegense,* Hipsm to Hipparion" sp (small). BONE = skeletal element (tx = maxillary tooth). For character state identification (C32-C49) see Legend.

MAFI NO.	NO	SPECIES	BONE	S	A	C32	C33	C34	C35	C36	C37	C38	C39	C40	C41	C42	C43	C44	C45	C46	C47	C48	C49
MAFIV13266F	3b	Hsum	tmM1	rt			BA			CE	A		B	C	F	A	B		B	B-	B-	A	A
MAFIV13266E	5b	Hipsm	tmM1	rt	4		A			CE	B		B	C	A	B	B		D	A	A	A	A
MAFIV13266G	3c	Hsum	tmM2	rt			BA			CE	A		B	C	F	A	B		B	B	B-	A	B-
MAFIV13266H	6	Hipsm	tmP2	rt		A		AE	B			A		B-			B	B		A	B-	A	A
MAFIV13266A	1a	Hsum	tmP2	lt	3	BE		D	A			A		B	B		B	C+		A	B	A	B
MAFIV13266B	1b	Hsum	tmP3	lt	3+	BA		D	A-			A		B	F	A	B	C+		B-	B-	A	B-
MAFIV13266C	1c	Hsum	tmP4	lt	3+	BA		D	B			A		B	F	A	B	C+		B	B	A	B-
MAFIV13266D	3a	Hsum	tmP4	lt	3	BA		D	A			A		B	F	A	B	C+		A	B	A	B-
MAFIV13266G	5a	Hipsm	tmP4	lt	3	A		AE	B			A		B	F	B	B	B		B	A	A	A

individual (specimen #5b) it is expressed as an enclosed ring (= A) and on another individual (specimen #1a) it is absent (= B).

Character 42 is protostylid orientation. In five individuals protostylid courses obliquely to the anterior surface of the tooth (= A), while in two others it is less oblique coursing rising on the corner defined by the mesial and labial walls of the tooth (= B). The former character is primitive for Old World hipparions, while the latter is derived.

Character 43 is ectostylid morphology. Eurasian hipparions generally lack ectostylids in the permanent dentition. In fact, they have only been found rarely in very worn Dinotheriensande cheek teeth. Ectostylids occur in the adult cheek teeth of latest Miocene – Pleistocene African hipparions and become a significant feature of their evolution (Bernor & Armour-Chelu, 1996; in press). All specimens in the Sümeg sample lack an ectostylid (=B).

Character 44 is premolar linguaflexid morphology. In four specimens the linguaflexid is derived, being very broad, shallow (= C+) and frequently interrupted by a prominent metastylid spur. Two individuals (specimens #5a and #6) exhibit the primitive condition of being shallow and V-shaped (as is common in *H. primigenium*).

Character 45 is molar linguaflexid morphology. There is one individual expressing state D; deep, broad U-shape, and two individuals exhibiting a V-shaped morphology (= B).

Character 46 is preflexid morphology. Both complex (= B) and simple (= A) morphologies are expressed in this sample.

Character 47 is postflexid morphology. Both complex (= B) and simple (= A) morphologies are expressed in this sample.

Character 48 is postflexid morphology at the metaconid/metastylid junction. As in all but one species of advanced Old World hipparion, state A does not bend sharply lingually.

Character 49 is protoconid enamel band morphology. The primitive condition for Old World hipparions is state A (rounded) with state B (flattened) being advanced. This sample includes five individuals exhibiting slight flattening of the protoconid enamel band. However, this is not accompanied by band lengthening which is common in more advanced members of the "*Sivalhippus*" Complex (Bernor et al., 1989, 1996).

3.2 Statistical Analysis of Continuous Variables of the Skull

3.2.1 Cheek Teeth

All cheek tooth comparisons use the Eppelsheim *Hippotherium primigenium* sample as the standard for calculating 95% confidence ellipses.

Maxillary

While we analysed several bivariate dimensions for all the maxillary cheek teeth, we found the results to be largely redundant between tooth classes. We have chosen to use P2 and P4 to compare sizes (M3 = occlusal width, M1= occlusal length) between Sümeg and other Central European and Turkish samples here. There is only a single P2 and a single P4 in our sample, and both of these fall in the lower portion of the Eppelsheim ellipse (Figures 2a, 2b). Referral to these two plots reveal that most of our sample falls within these two ellipses, with specimens from Dorn Dürkheim (D; several specimens), Csákvár (C), Gaiselberg (G), Rudabánya (R) and Götzendorf (Z) being found outside the ellipse.

Mandibular

We have made a similar analysis of mandibular p2's. Figures 3a-b are plots of M8 (maximum occlusal width across metaconid-protoconid enamel bands) versus M1 (occlusal length) on p2 and p4, respectively. All except a single Sümeg individual (5a) fall within these two ellipses. On morphological (character state) grounds that same individual is identified here as being referable to Hipsm and distinctly different from the predominate Sümeg hipparion. Again, Dorn Dürkheim (D) has several individuals outside the ellipse, with particularly lower values for p2 length. The Austrian Turolian locality of Gols (L) likewise has an individual with reduced width measurements.

3.3 Proposed Association of Elements in Cheek Tooth Dentitions

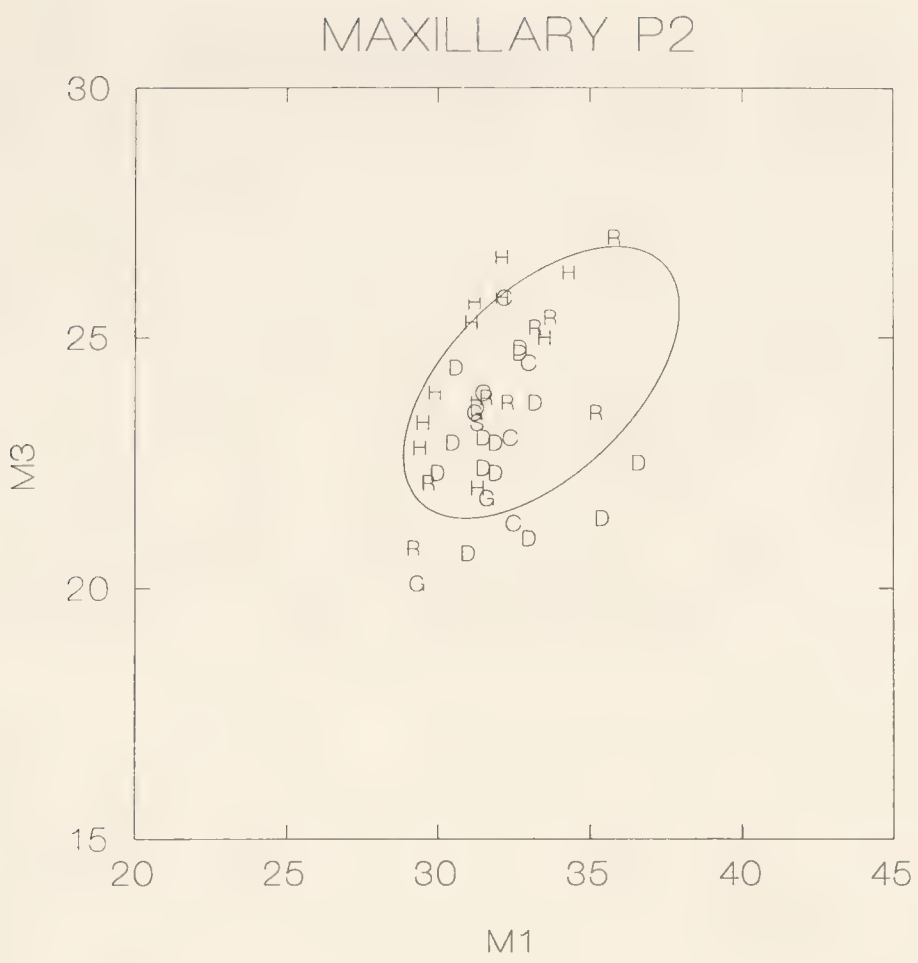
Based on comparable cheek tooth crown height, state of preservation, fit of interproximal wear facets, and commonality of character states (Tabs. 2, 3) we believe that the 14 cheek teeth listed in Table 2–3 represent a maximum number of 7 individuals. Teeth believed to be associated and belonging to a single individual include: a left tmP2–tmP4 (specimen numbers 1a, 1b, 1c); a right tmP4–tmM2 (specimen numbers 3a, 3b, 3c), a left tmP4–tmM1 (specimen numbers 5a, 5b) and a right txP2–txP4 (specimen numbers 2a, 2b, 2c). The remaining specimens are believed to be isolated specimens each belonging to a single individual.

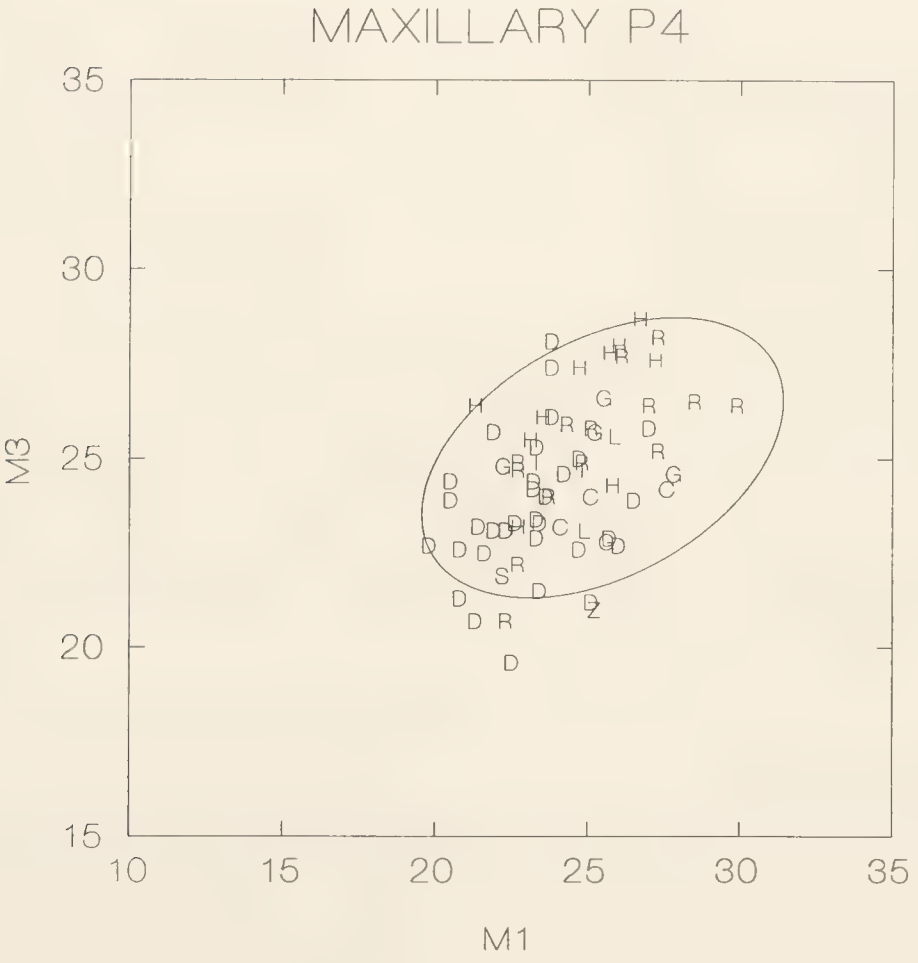
3.4 Postcrania

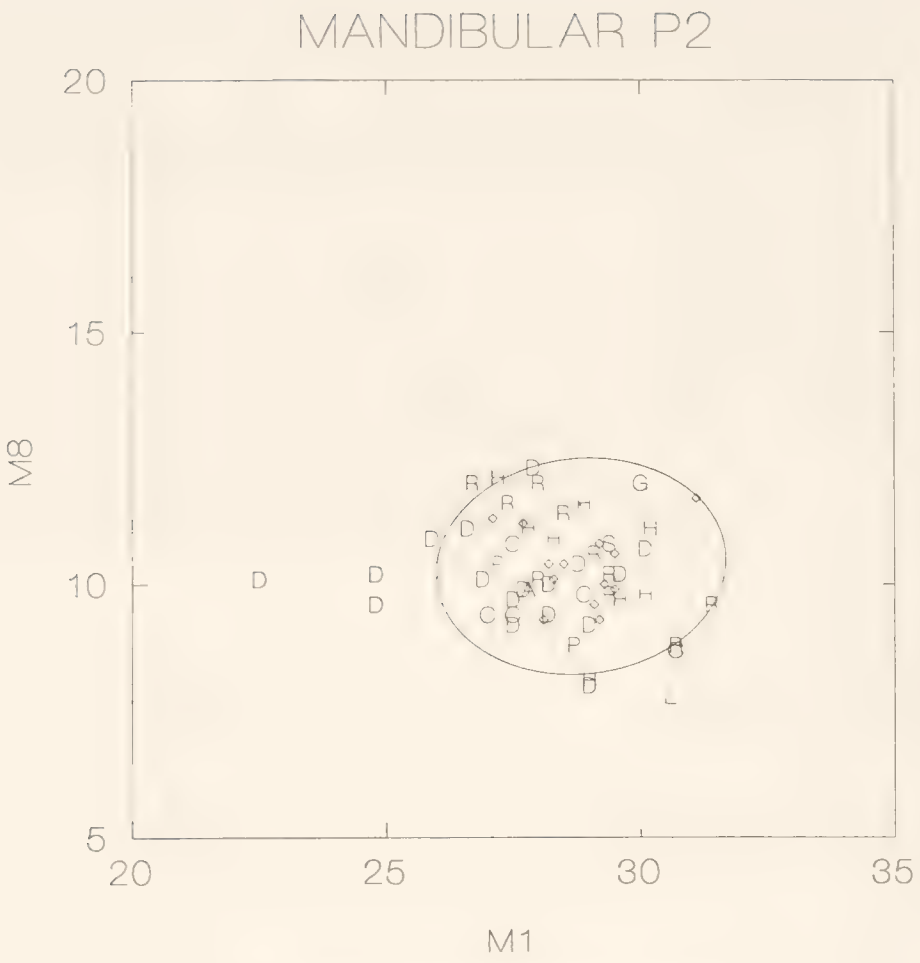
3.4.1 Bivariate Plots for the Anterior Limb

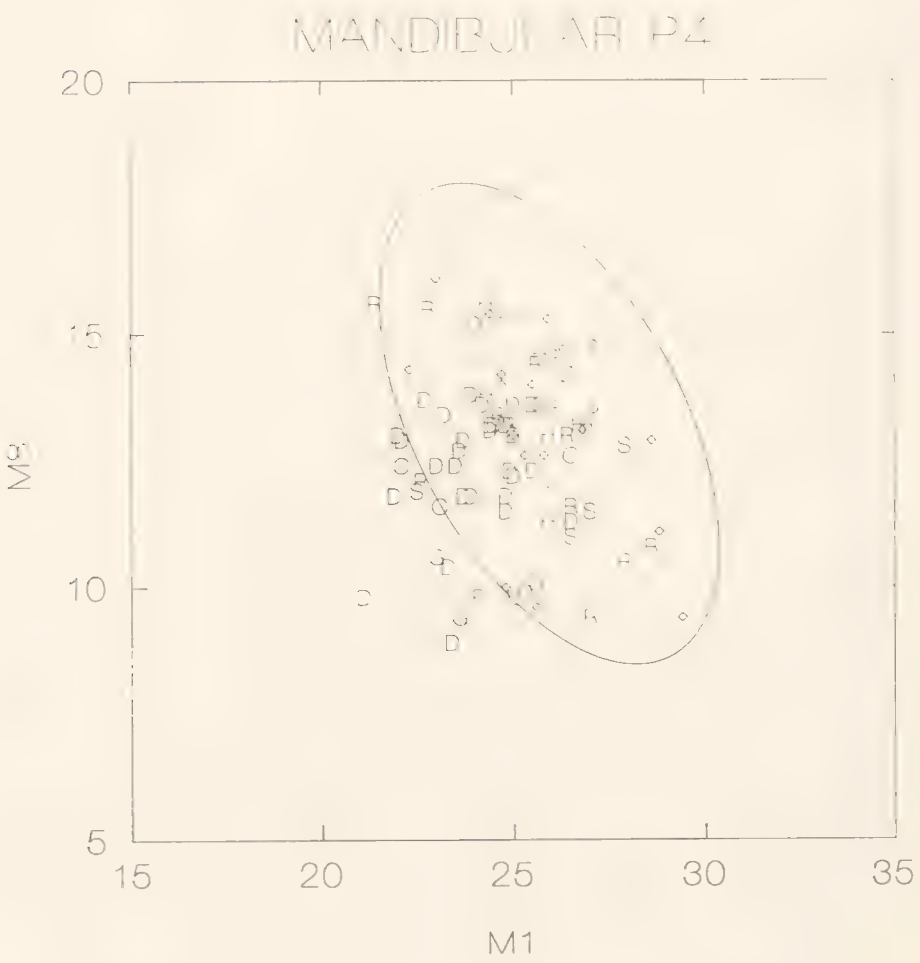
All postcranial bivariate plots use the Höwenegg sample for calculating 95% ellipses. Metacarpal III is the only element from the forelimb that we analyze. Figures 4a–c plot

Figure 2: a. Maxillary P2, M3 (occlusal width) versus M1 (occlusal length); b. Maxillary P4, M3 (occlusal width) versus M1 (occlusal length). These and succeeding bivariate plots of various measurements (see legend and tables). Ellipse circumscribes 95% confidence limits. Symbols refer to the following localities: A = Altmansdorf, Austria; C = Csákvár, Hungary; D = Dorn Dürkheim, Germany; E = Eppelsheim, Germany; G = Gaiselberg, Austria; H = Höwenegg, Germany; I = Inzersdorf, Austria; L = Gols, Austria; P = Prottes, Austria; R = Rudabánya, Hungary; S = T = Sinap, Turkey.


MAXILLARY P2
30
25
20
15
M3
20
25
30
35
40
45
M1


MAXILLARY P4
35
30
25
20
15
M3
10
15
20
25
30
35
M1


MANDIBULAR P2
20
15
10
5
M8
20
25
30
35
M1


20
15
10
5
M8
15
20
25
30
35
M1

maximum length (M1) versus distal articular width (M11), mid-shaft depth (M4) versus mid-shaft width (M3) and proximal articular width (M5) versus proximal articular depth (M6).

There is one Sümeg specimen, the Holotype of *"Hipparion brachypus sumegense"* (MAFIV13242), that is complete enough to preserve the maximum length (M1) dimension (Figure 4a). This individual is well below the Höwenegg 95% confidence ellipse being very short in length. It compares most closely with a short limbed form from MN9 age horizons of Sinap (T). Figure 4b includes several Sümeg specimens for the midshaft (M4 X M3) dimensions. The Holotype of *"Hipparion brachypus sumegense"* is situated just outside the lower edge of the Höwenegg ellipse; indeed, there are two smaller specimens than this which plot further below the ellipse. Yet, there are four Sümeg specimens which plot within the ellipse. The only other specimens found below the ellipse are a specimen from Gols (L) and Sinap (T). Figure 4c plots the proximal articular dimensions (M6 X M5). Once again the Holotype of *"Hipparion brachypus sumegense"* plots on the lower left edge of the Höwenegg 95% confidence ellipse. In this plot there are several specimens plotting to the left of the ellipse, having narrower proximal articular width dimensions (M5), while there is one Sümeg individual that is much smaller than the rest of the sample. This individual we refer below to Hipsm.

3.4.2 Ratio Diagrams for MCIII

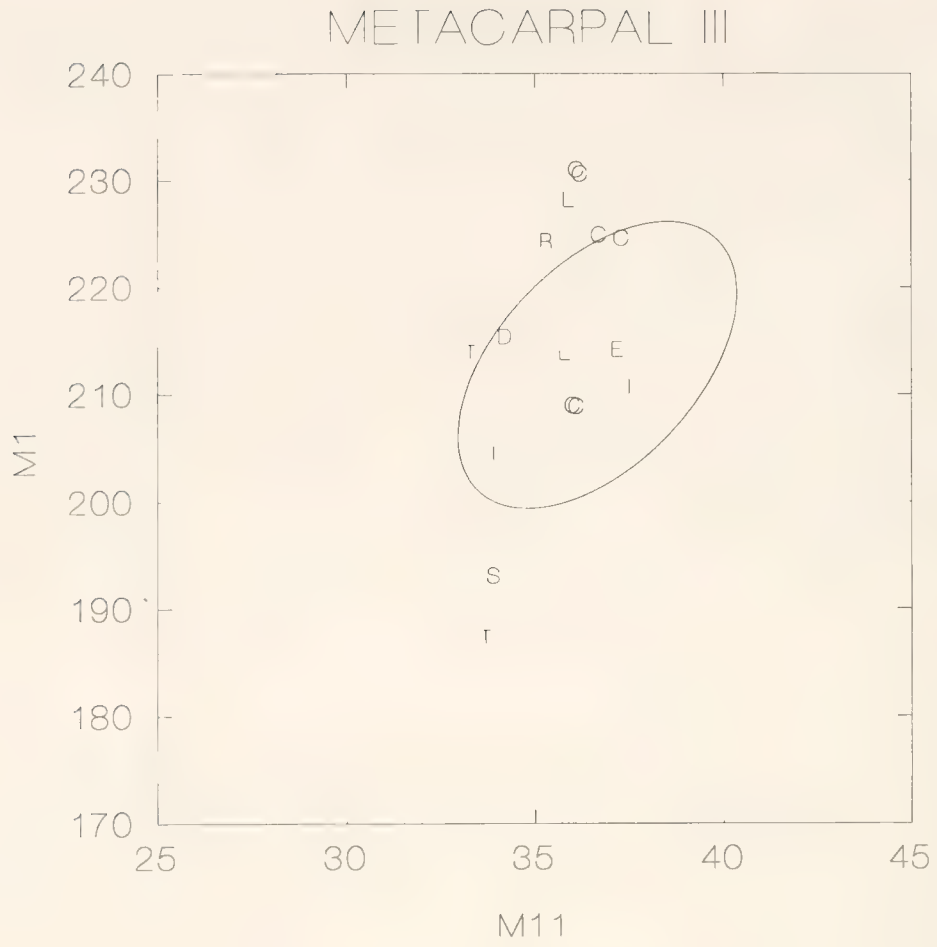
We plot two log10 ratio diagrams using the Höwenegg sample mean as our standard. Figure 5a includes an early Vallesian MCIII from Sinap, Turkey believed to be very similar to its North American *Cormohipparion* ancestor (AS93/604A), another derived form from slightly younger early Vallesian levels of Sinap (MNHNTRQ1129), the single complete MCIII known from Dorn Dürkheim (DD4435), a short limbed form from Pannonian D-E horizons of Inzersdorf (Vienna Basin) (NHMW4220c) and the Holotype of *"Hipparion brachypus sumegense"* (MAFIV13242). Interestingly, the Sinap primitive *Cormohipparion* and Dorn Dürkheim specimen are very similar in their morphology suggesting that the latter retains the primitive condition for Central European hipparions, but is more slenderly built than the Höwenegg hipparion. The three shorter MCIII's differ in their length, but also in their ratios: the Sümeg specimen and Sinap specimen are both shorter than the Vienna Basin specimen, but differ from each other in their M3 versus M4 proportions. The Sinap specimen has relatively narrower M3 than M4, while the antithesis is the case in the Sümeg specimen. The Inzersdorf specimen (NHMW4220c) has greater length than these two specimens, but smaller proximal articular width (M5), greater proximal articular depth (M6), and greater distal width (M10, M11) dimensions. This plot suggests that these three "short-limbed" forms are actually different species. While the Vienna Basin individual, NHMW4220C may be ancestral to "*H. brachypus sumegense*", MAFIV13242, the Sinap specimen likely evolved independently of these two Central European forms.

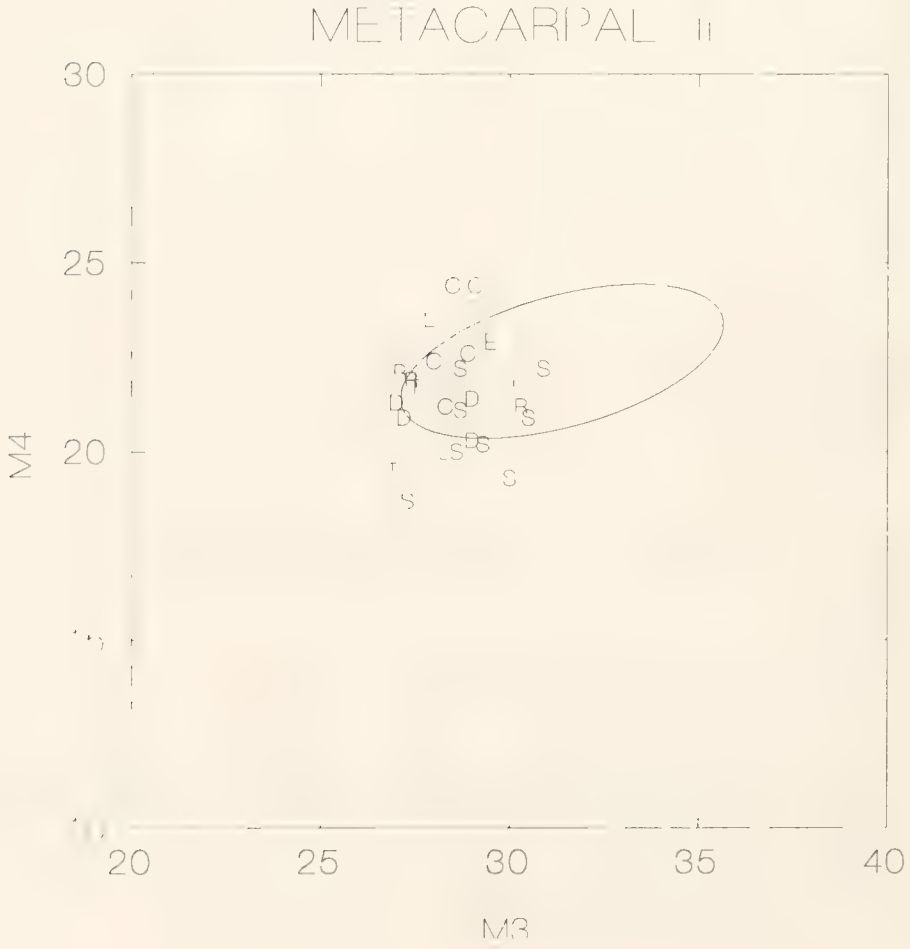
Figure 5b plots the same Dorn Dürkheim and Sümeg (DD4435, MAFIV13242) specimens along with a sample from Csákvár. None of the Csákvár sample is as short as the Sümeg form, and some specimens are substantially longer than the Höwenegg and Dorn Dürkheim samples.

3.4.3 Principal Components Analysis (PCA's) for MCIII

The PCA of MCIII resulted in a first principal component that explained 96% of the total sample variance (Table 4a). Principal component one loaded very heavily with the GEOMEAN

Figure 3: a. Mandibular P2, M8 (occlusal width across metaconid/protoconid) versus M1 (occlusal length); b. Mandibular P4, M8 versus M1.


METACARPAL III
240
230
220
210
200
190
180
170
M1
25
30
35
40
45
M11


METACARPAL II
30
25
20
M4
20
25
30
35
40
M3

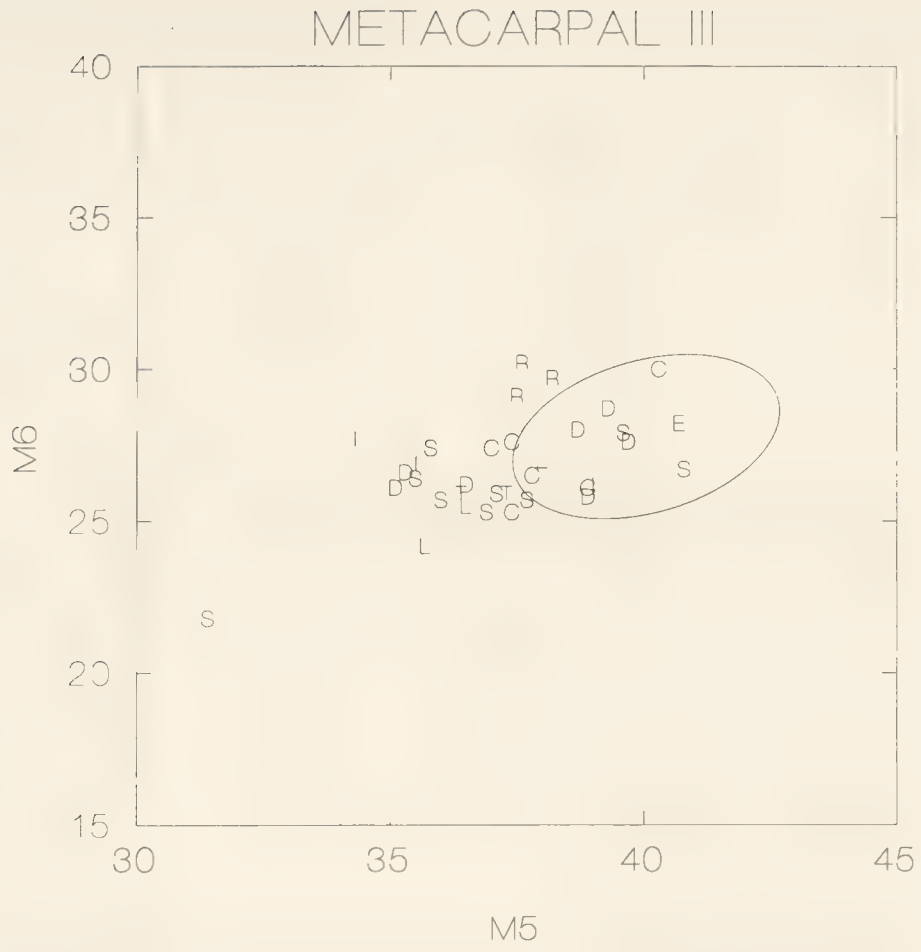
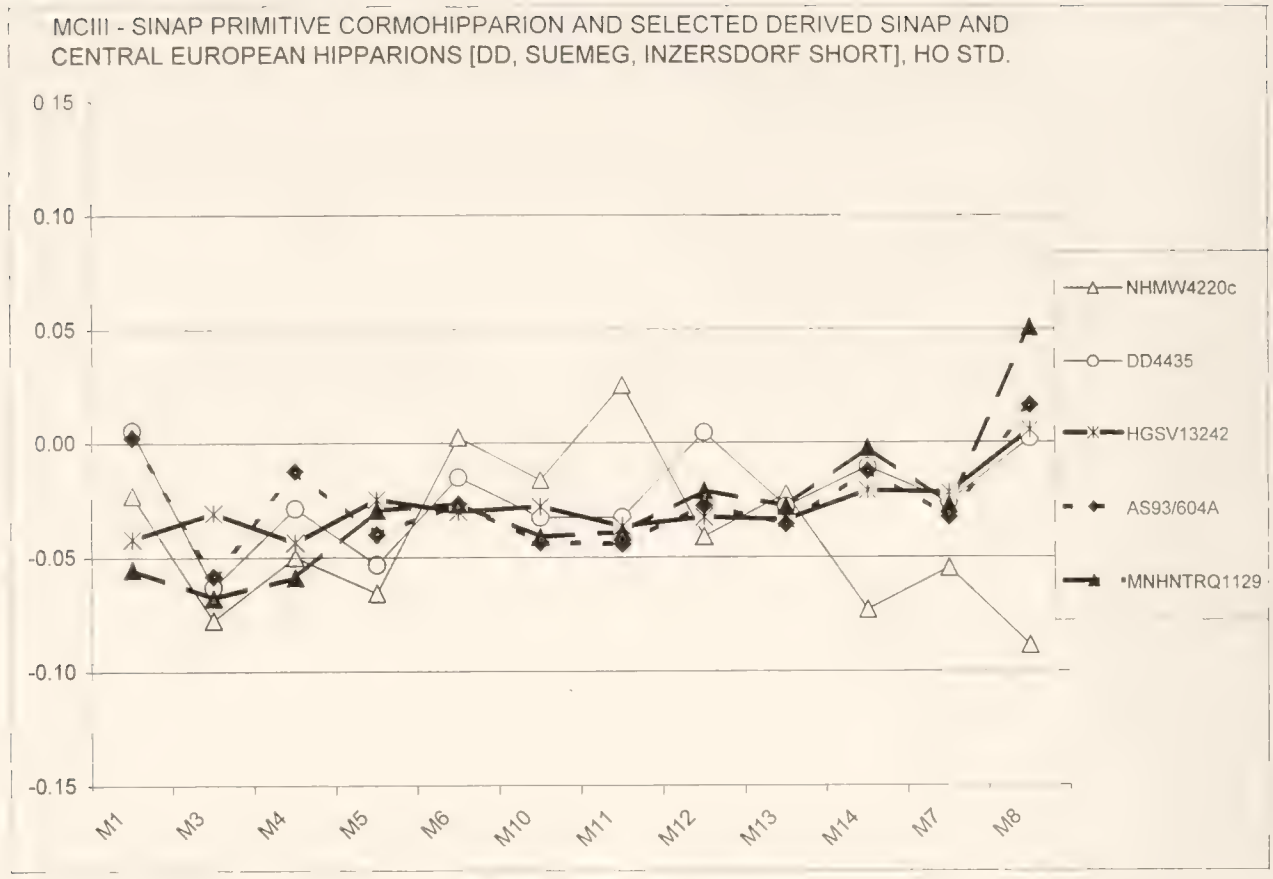


Figure 4: a. Metacarpal III–M1 (maximum length) versus M11 (distal articular width) (type specimen of *Hippotherium sumegense* is indicated by **S** below the ellipse); b. M4 (mid-shaft width) versus M3 (mid-shaft depth; Type specimen indicated by **S** just to the right of D [Dorn-Dürkheim specimen], both just at lower border of the ellipse); c. M6 (proximal articular depth) versus M5 (proximal articular width; Type specimen on the lower left border of the ellipse between two C specimens).

corrected value of M2 and had a strongly positive eigenvector with M2 (Table 4b). Thus, principal component one appears to express relative length. Principal component two may also be of interest because of its strongly positive eigenvector with GEOMEAN corrected M3 accompanied by a positive eigenvector for M10 and negative eigenvectors for M4, M5, and M12 (Table 4b). Thus, positive scores on principal component two describe the morphologically interesting pattern of distal mediolateral expansion.

These morphological trends can be interpreted biomechanically, and in turn be linked to locomotor adaptations and habitat preference. Several workers (Eisenmann, 1995; Gromova, 1952; Bernor et al., in prep.) have noted a functional explanation for differences in relative mediolateral or craniocaudal expansion of the metapodials. According to this explanation, metapodial III's that are craniocaudally expanded are adapted to resist greater loads in the sagittal plane such as those that might be generated by cursorial locomotion. One prediction of this model is that hipparionines living in open environments and engaging in cursorial locomotion would have craniocaudally expanded canon bones while forest dwelling species would have mediolaterally expanded canon bones. Thus, we predict that more open country hipparionines are likely to have more negative values for principal component two while closed habitat dwellers are likely to have more positive values for principal component two. Similarly,



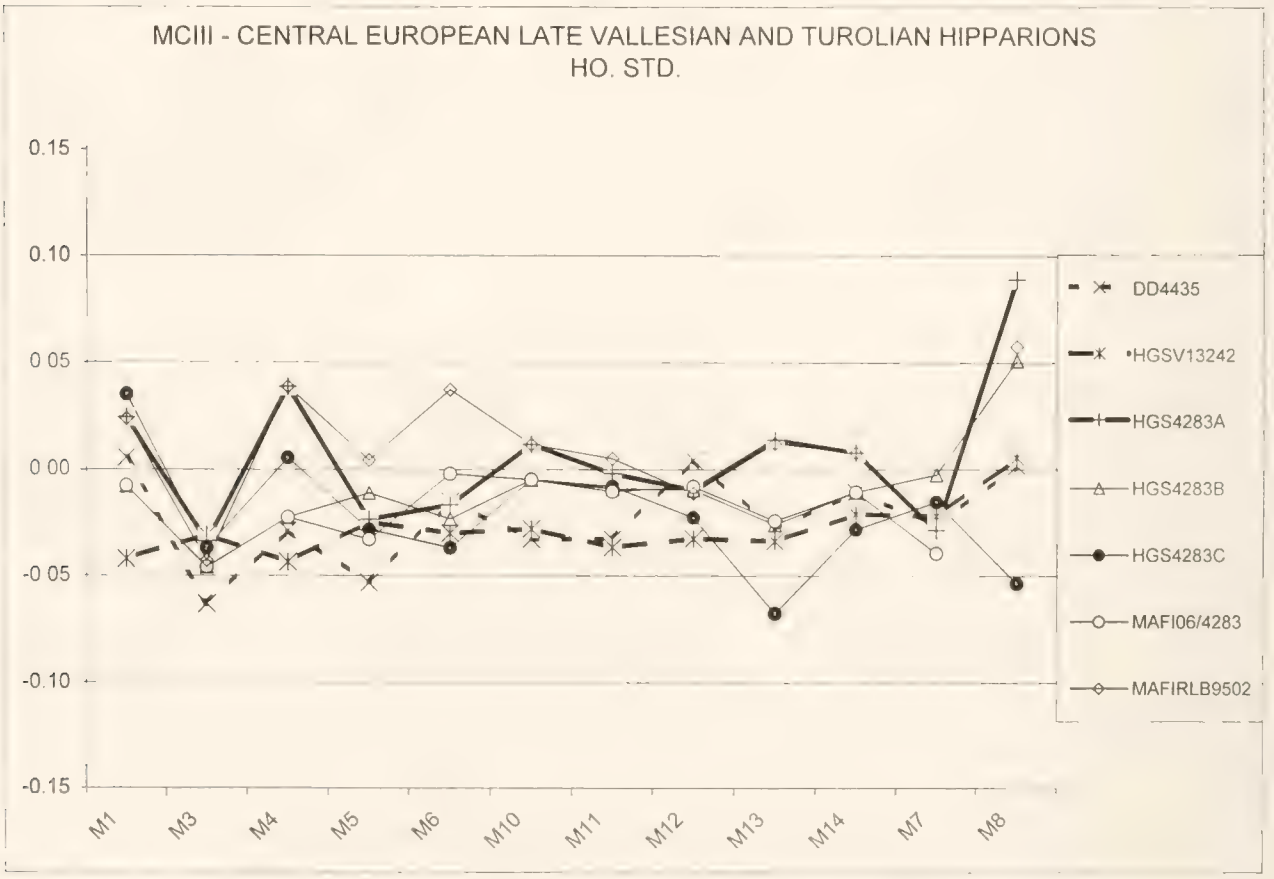


Figure 5: Log 10 Simpson's Ratio Diagrams of Metacarpal III – a. Sinap primitive *Cormohipparion* and selected derived Sinap and Central European hipparions (DD [Dorn Dürkheim], Sümeg, Inzersdorf [short MCIII form], Höwenegg standard; b. Central European late Vallesian and Turolian hipparions, Höwenegg standard.

Table 4: a. Eigenvalues for Principal Components Analysis of Metacarpal III; b Eigenvectors for Principal Components Analysis of Metacarpal III

Principal Component	Eigenvalue	% Variance Explained
One	0.1206	96.1%
Two	0.0022	1.8%
Three	0.0013	1.0%
Four	0.0007	0.6%
Five	0.0007	0.5%
Six	0	0.0%

Variable	Eigenvector					
	Principal Component One	Principal Component Two	Principal Component Three	Principal Component Four	Principal Component Five	Principal Component Six
M2/GEOMEAN	0.9945	0.0513	0.0385	0.022	0.0587	0.0539
M3/GEOMEAN	-0.0688	0.7997	0.1942	0.3524	-0.1672	0.4073
M4/GEOMEAN	0.0081	-0.0596	-0.0239	-0.7132	-0.3548	0.6011
M5/GEOMEAN	-0.0318	-0.4849	0.7415	0.2945	0.0397	0.3546
M10/GEOMEAN	-0.0701	0.0838	-0.1189	-0.1397	0.9033	0.372
M12/GEOMEAN	0.0151	-0.335	-0.6295	0.5103	-0.1585	0.4536

the observation that cursorial forms generally have elongate limbs suggests that hipparionines with high scores for principal component one are likely to have low scores for principal component two. MCIII's with positive scores for principal component one and negative scores for principal component two will be long and relatively slender suggesting adaptation for cursorial locomotion.

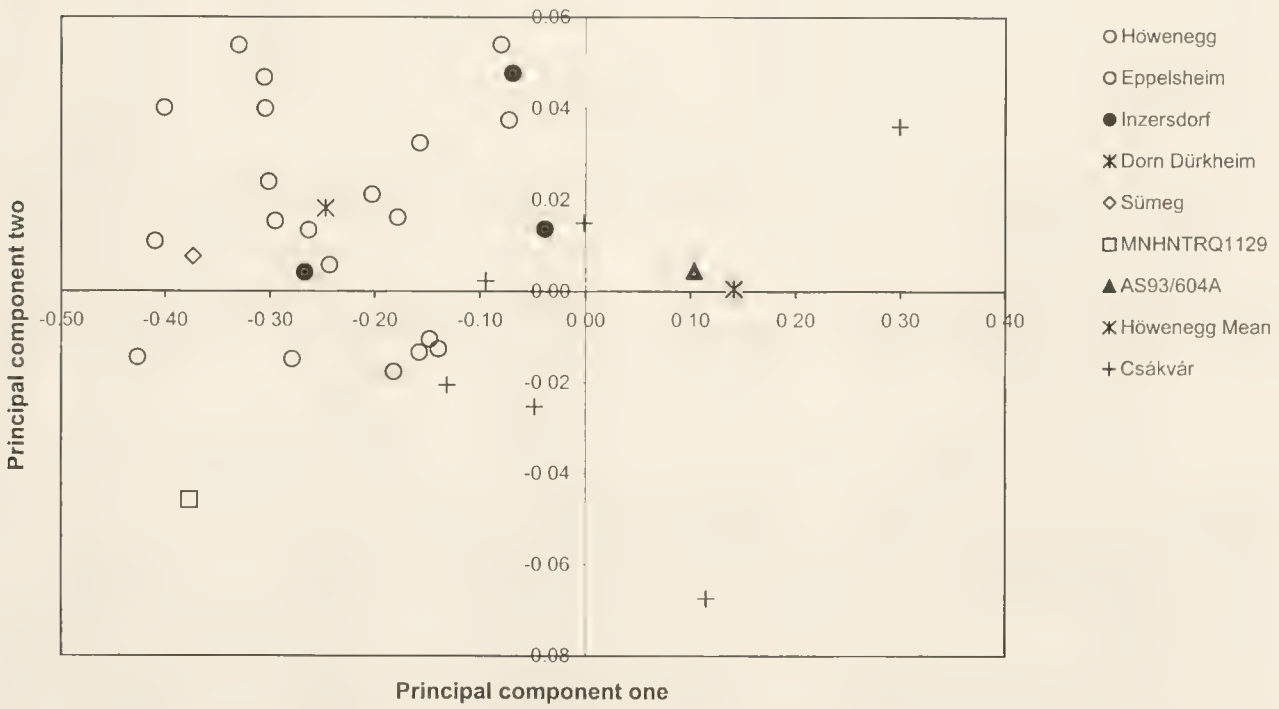


Figure 6: Principal Components Plot of Components 1 and 2 for MCIII. The single Sümeg specimen, MAFIV13242, is plotted relative to specimens from Höwenegg, Inzersdorf, Dorn Dürkheim, Eppelsheim, Sinap, and Csákvár.

The Höwenegg hipparionine sample has previously been interpreted as belonging to a single, forest dwelling species capable of leaping and springing (Bernor et al., 1997). This suggestion is supported by our PCA results where the Höwenegg MCIII sample exhibits a relatively short and broad morphology (see Figure 6). The cluster of points here in the second quadrant confirms our suspicion that the Höwenegg hipparion probably was adapted for less sustained, straight-forward cursorial behavior appropriate for a forested environment. A sample of hipparionine metapodials from another site that encompasses more variation than exhibited for the Höwenegg specimens in all likelihood represents more than one species. Similarly, metapodials with principal component scores similar to those from Höwenegg were possibly similarly forest-adapted species, while cursorial species would be predicted to plot opposite the Höwenegg sample in the fourth quadrant.

A single MCIII specimen from Sümeg, MAFIV13242, the Holotype of *Hippotherium sumegense*, plots within the polygon for the Höwenegg sample in Figure 6. However, the principal component scores for both principal components one and two are at the extreme edge of the Höwenegg sample. For principal component one, MAFIV 13242 is below the 95% confidence limit for the Höwenegg sample. For principal component two, MAFIV13242 is just within the 95% confidence limits for the Höwenegg sample. Thus, MAFIV13242 would appear to be relatively short compared to the Höwenegg sample as well as possibly different in terms of shaft morphology. MAFIV13242 also appears to be distinct when compared to other short-limbed forms. For example, the specimen MNHNTRQ1129 from Sinap, Turkey represents a derived, short metapodial form. MNHNTRQ1129 clearly plots differently with regard to principal component two than MAFIV13242. Indeed, the negative score of MNHNTRQ1129 for principal component two confirms the contrasting morphologies of these two specimens suggested by the ratio diagram shown in Figure 5a. MNHNTRQ1129 from Sinap would appear relatively more slender distally and at midshaft than MAFIV13242 from Sümeg where M3 is greatly expanded compared to M4.

The other short-limbed form, NHMW4220c from Inzersdorf (Vienna Basin, MN9; Bernor et al., 1988; Figure 5a here) could not be included in our PCA analysis because of a missing M3 measurement. However, MAFIV13242 contrasts with the three complete specimens from Inzersdorf that were available for analysis. While these specimens are somewhat heterogeneous with respect to their PCA scores, none of them plot near MAFIV13242 (Figure 6). Thus, our PCA analysis confirms the unique position of MAFIV13242.

The contrasts previously noted between MAFIV13242, AS93/604A from Sinap, the single complete MCIII from Dorn Dürkheim (DD4435), and specimens from Csákvár are confirmed by our PCA analysis. These specimens are uniformly relatively longer than MAFIV13242. Several of the Csákvár specimens have negative scores on principal component two indicating greater relative slenderness. In summary, principal components analysis confirms that MAFIV13242 is unique from the standpoint of MCIII morphology.

3.4.4 Scaling of MCIII

One potential cause of the apparent distinctiveness of MAFIV13242 could be body size. Thus, the question must be asked: "Could the morphological pattern apparent for this specimen simply be a function of body size?" The body mass estimate determined here for MAFIV13242 was 199 kg which was slightly outside the range of body mass estimates for the Höwenegg sample of 202 kg to 270 kg. This fact complicates comparisons between the Höwenegg sample and MAFIV13242 because predicted values for dimensions of MAFIV13242 based on the Höwenegg sample require extrapolating outside the size range for the Höwenegg sample. Thus, residuals were calculated for MAFIV13242 based on regressions for the entire available sample (n=90) (Table 5a).

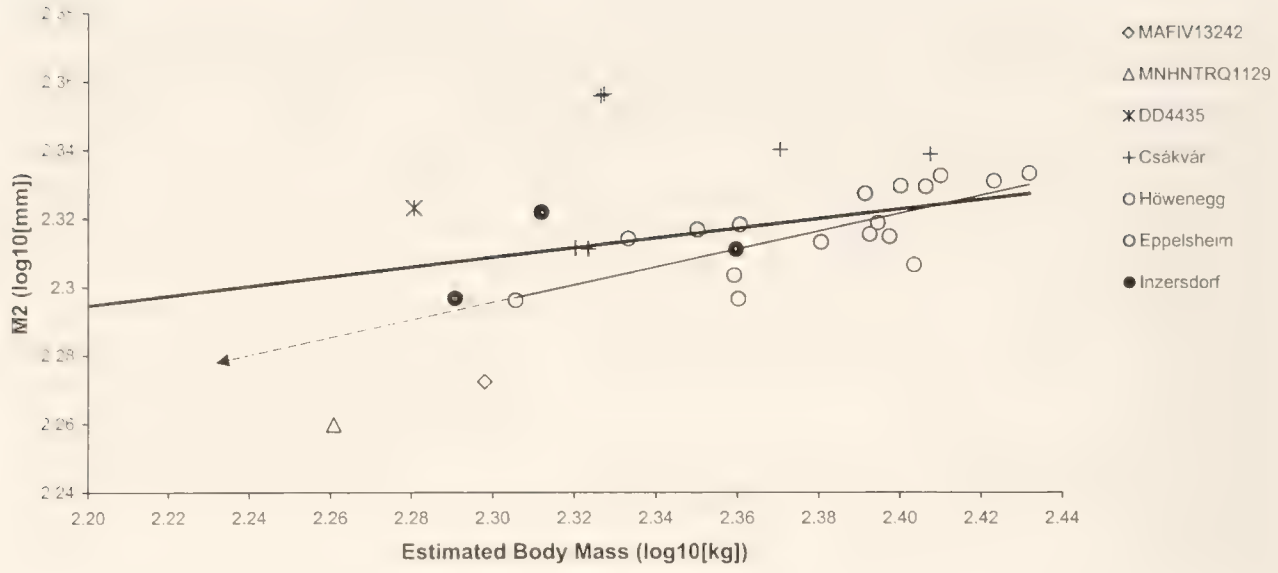
Table 5b reports the standardized residuals from the regressions of M6 and the six variables included in the PCA against estimated body mass for MAFIV13242 as well as the regression statistics for each of these regressions. Negative residuals are evident for the craniocaudal dimensions M4 (mid-shaft craniocaudal length), M6 (proximal articular surface craniocaudal length), and M12 (craniocaudal length of distal mid-sagittal keel), as well as for the length dimension M2. Positive residuals are the case for the mediolateral dimensions M3 (mid-shaft width) and M5 (proximal articular surface width). The mediolateral dimension M10 has a negative residual but this value is small indicating little deviation from the dimension expected based on estimated body mass. Thus, what these regressions confirm is that MAFIV13242 departs from the proportions expected based on its estimated body mass in several respects. The most diagnostic dimensions for MAFIV13242 are greatly reduced length (M2), a greatly reduced craniocaudal dimension at midshaft (M4) and an expanded mediolateral dimension at midshaft (M3). The regressions for these three dimensions are shown in Figure 7a-c in conjunction with the Höwenegg sample.

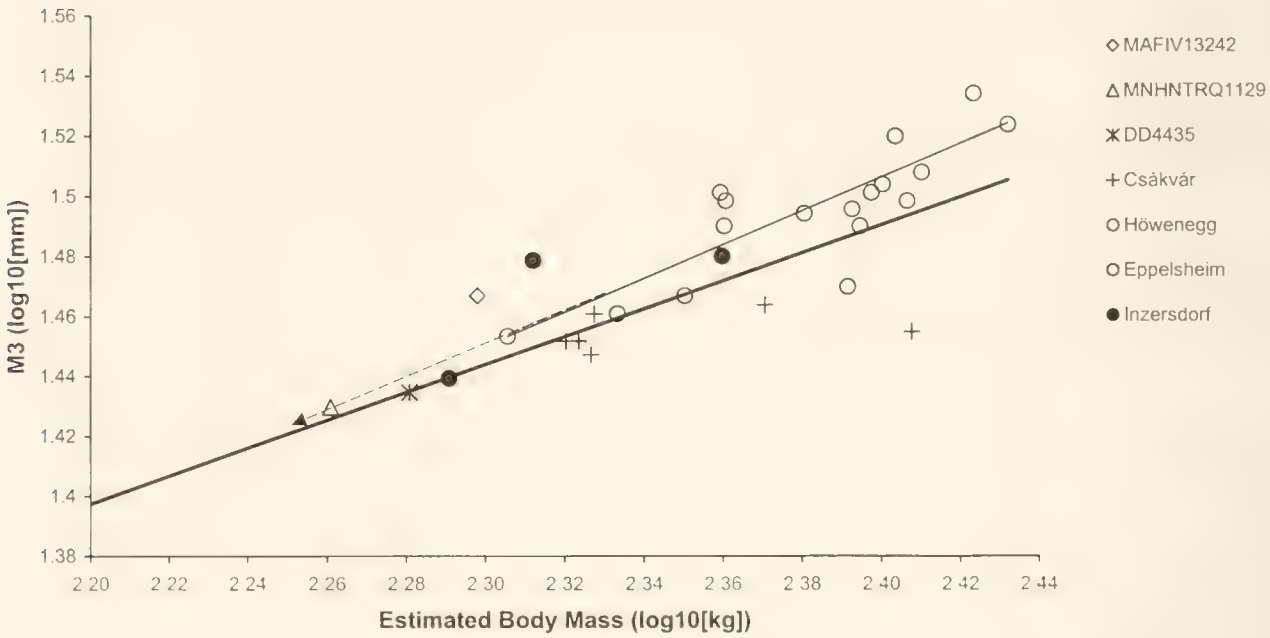
The residuals for MAFIV13242 are in many respects similar to those of the short Sinap

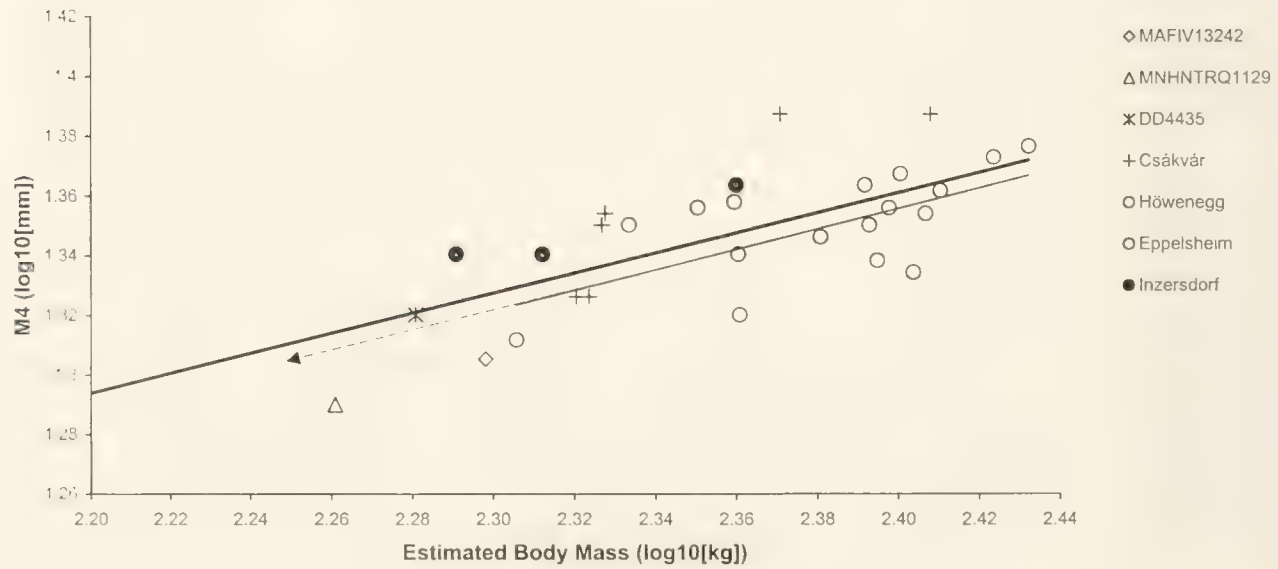
Table 5: a. Standardized residuals of selected specimens for key variables regressed versus estimated body mass; b. Regression statistics for key variables versus estimated body mass.

Dependent Variable	**r-squared**	**Standardized Residuals**				
		Howenegg mean	MAFIV13242	MNHNTRQ1129	DD4435	AS93/604A
M2	0.40	-0.17	-1.81	-2.17	0.86	0.55
M3	0.89	0.73	1.23	0.21	-0.02	0.09
M4	0.78	-0.26	-1.04	-1.18	-0.04	0.66
M5	0.84	0.26	0.51	0.98	-0.70	-0.09
M6	0.76	-0.41	-0.52	0.20	0.42	-0.19
M10	0.95	-0.22	0.36	0.58	0.58	-0.54
M12	0.69	-0.44	-0.54	0.45	1.30	-0.17

Dependent Variable	*Intercept/Slope*	*Coefficients*	*Standard Error*	*t*	*P*
M2	Intercept	1.986	0.042	47.313	2.2843E-64
M2	Slope	0.140	0.018	7.673	2.1425E-11
M3	Intercept	0.375	0.041	9.164	1.8887E-14
M3	Slope	0.465	0.018	26.100	3.3513E-43
M4	Intercept	0.553	0.043	12.766	9.8639E-22
M4	Slope	0.337	0.019	17.817	6.1404E-31
M5	Intercept	0.744	0.039	19.160	3.7455E-33
M5	Slope	0.358	0.017	21.165	2.7682E-36
M6	Intercept	0.648	0.046	13.963	4.8688E-24
M6	Slope	0.336	0.020	16.624	6.8741E-29
M10	Intercept	0.587	0.025	23.552	9.2066E-40
M10	Slope	0.424	0.011	39.021	2.4518E-57
M12	Intercept	0.749	0.048	15.539	5.8628E-27
M12	Slope	0.294	0.021	14.018	3.842E-24


M2 (log10[mm])
Estimated Body Mass (log10[kg])
MAFIV13242
MNHNTRQ1129
DD4435
Csákvár
Höwenegg
Eppelsheim
Inzersdorf


M3 (log10[mm])
Estimated Body Mass (log10[kg])
MAFIV13242
MNHNTRQ1129
DD4435
Csákvár
Höwenegg
Eppelsheim
Inzersdorf


M4 (log10[mm])
Estimated Body Mass (log10[kg])
MAFIV13242
MNHNTRQ1129
DD4435
Csákvár
Höwenegg
Eppelsheim
Inzersdorf

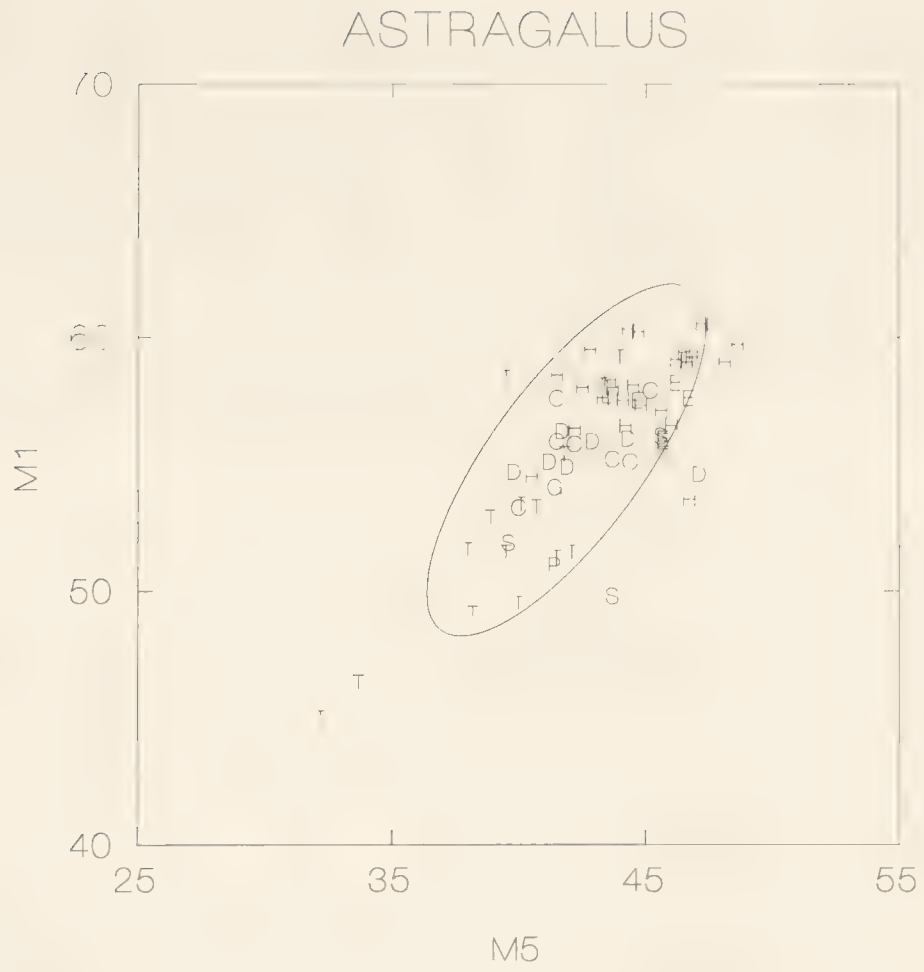


Figure 8: Astragalus - M1 (maximum length) versus M5 (distal articular width).

specimen, MHNTRQ1129, with the exceptions of M3, M6, and M12. Measurement 3 has a much lower residual value for MNHNTRQ1129, and positive as opposed to negative residual values for M6 and M12 (see Table 5). Further study of these scaling relationships is certainly desirable, however, what can be determined from this preliminary investigation is that the evident shortening and flattening described for MAFIV13242 can not simply be attributed to scaling but rather is likely to have some adaptive and/or phylogenetic significance.

3.4.5 Bivariate Plots for the Posterior Limb

Figure 8 calculates maximum length (M1) versus distal articular breadth (M5) for astragali. There are two Sümeg specimens that plot within the Höwenegg ellipse, one in the lower portion and the other on the right edge of the ellipse. A third specimen plots outside the ellipse, with a low M1 value and relatively high M5 value.

Figure 7: a: – Least squares regression of M2 versus estimated body mass. The thick line represents the regression for the entire sample and the thin line represents the regression for the Höwenegg sample only. The dashed extension of the Höwenegg line represents a linear extrapolation outside the size range of the Höwenegg sample.; b. Least squares regression of M3 versus estimated body mass. The thick line represents the regression for the entire sample and the thin line represents the regression for the Höwenegg sample only. The dashed extension of the Höwenegg line represents a linear extrapolation outside the size range of the Höwenegg sample; c: Least squares regression of M4 versus estimated body mass. The thick line represents the regression for the entire sample and the thin line represents the regression for the Höwenegg sample only. The dashed extension of the Höwenegg line represents a linear extrapolation outside the size range of the Höwenegg sample.

4 Systematics

4.1 Taxonomy

Order Perissodactyla Owen 1848

Suborder Hippomorpha Wood 1937

Superfamily Equoidea Hay 1902

Family Equidae Gray 1821

Subfamily Equinae Steinmann & Döderlein 1890

Hippotherium sumegense (Kretzoi, 1984)

Type: MAFIV13242, a left metacarpal III

Type Locality: Sümeg

Referred Specimens: listed in Tables 1, 2 and 3 here

Age: Late Miocene, late Vallesian age (MN 10), ca. 9.5-9.0 Ma. (re: Rögl & Daxner-Höck, 1996; Steininger et al., 1996).

Geographic Range: Pannonian Basin, Central Paratethys

Diagnosis [with derived characters in bold]:

A smaller member of the Central European *Hippotherium primigenium* – lineage **with short MCIII that has a relatively broad and flat midshaft dimension**; cheek teeth moderately curved; maximum crown height probably circa 50 mm; **posterior wall of postfossette always separate from distal enamel wall of the tooth**; pli caballins variably double **or single**; hypoglyph deep; **protocones usually oval** and isolated from protoloph; **protoconal spur very rare and small when present; premolar and molar protocone placed lingual to hypocone; premolar metaconid elongate and sub-square shaped while metastylid has an irregular "goblette" shape; no observed incidence of ectoflexid extending between metaconid and metastylid**; pli caballinid single or rudimentary or absent; **protostylid is a reduced pointed projection that often courses obliquely to the anterior surface of the tooth rising only slightly on the anterior surface of the tooth;** ectostylids are absent in adult cheek teeth; **linguaflexid is very broad and shallow often being interrupted by a large metastylid spur**; preflexids and postflexids vary in their degree of complexity; postflexid does not bend sharply anteriorly; **protoconid enamel band exhibits limited flattening medially**.

Remarks:

Kretzoi (1984) originally referred the Holotype MCIII MAFIV13242 to *Hipparion brachypus sumegense*. The nomen *Hipparion brachypus* was first applied to an assemblage of relatively short and broad MCIII's from Pikermi by Hensel (1862), but no type specimen was designated and the figured assemblage was lost (Koufos, 1987). Koufos (1987) revised the material from Pikermi referring a large-sized hipparion with short robust metapodials to *Hipparion brachypus*. There is a cast of a forefoot, figured by Abel (1927) that Heissig believes might be a suitable candidate for the Lectotype of *H. brachypus*. Bernor et al. (1996) suggested that this species may be referable to the genus *Hippotherium*. Referring to Table 33 in Koufos' (1987) study of the Pikermi hipparions, we find that the mean maximum length (M1) of *H. brachypus* is 211.3, versus 193.1 in the Holotype *Hippotherium sumegense*; likewise M3 in *H. brachypus* is

30.7, versus 29.3 in *H. sumegenense* and distal articular width is 37.9 in the Pikermi form and 33.9 in the Sümeg species. The Holotype *H. sumegense* is clearly different from the Pikermi form and best recognized as a distinct species.

The most distinguishing feature of the lower cheek teeth referred to *Hippotherium sumegense* is the irregular, large goblet-shaped metastylids of the premolars. There is no evidence of this morphology in the molars. Irregular, small star-shaped metastylids occur in very early stage-of-wear of Central European MN9 *Hippotherium primigenium*. These star-shaped metastylids persist later in adult wear and often become larger, goblet-shaped morphs in later Vallesian Pannonian Basin assemblages such as Prottes, Götzendorf and Sümeg, and that is the reason why we think it distinctly possible that these three localities may all be MN10 correlative (but see Rögl et al., 1993 for alternative arguments).

"Hipparion" sp. small (Hipsm)

There is a second, rarer small taxon in the Sümeg sample represented by a fragmentary MCIII (MAFIV13244G) and 4 cheek teeth (specimen # 5a, 5b, 6, 7) (Tables 1–3). The MCIII was labeled "*Hipparion matthewi*" by Kretzoi, and indeed it is possible that this specimen could be related to the *Cremohipparion macedonicum – Cremohipparion matthewi – Cremohipparion nikosi – Cremohipparion periafricanum* lineage recently discussed by Bernor et al. (1996). This lineage first occurs in MN10 of Greece (Koufos, 1987; Bernor et al., 1996), so it is not out of place chronologically in its occurrence at Sümeg. Nevertheless, the material is simply too limited to determine this relationship exactly.

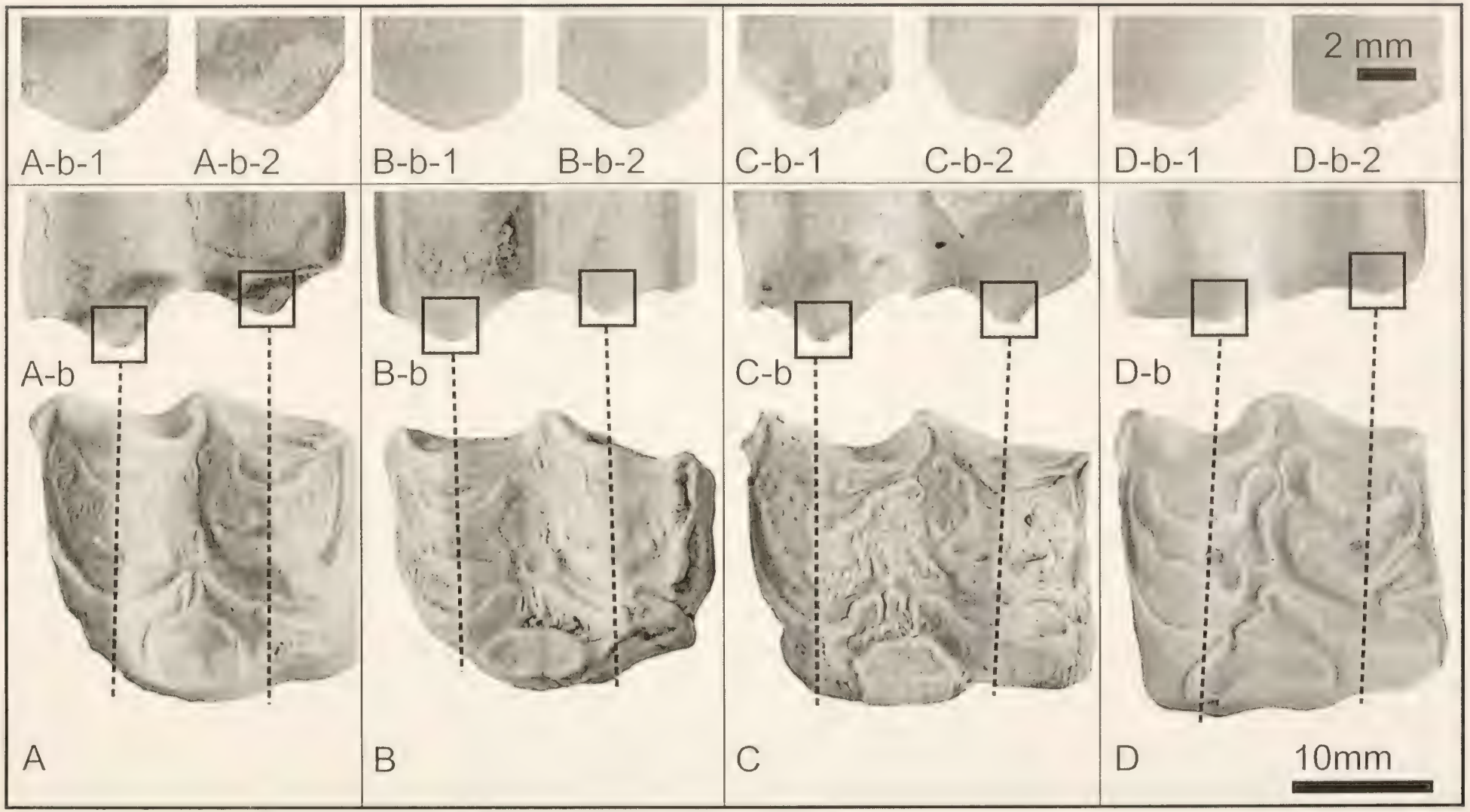
5 Paleoecology

5.1 MCIII Ecomorphology

Based on the MCIII morphology of MAFIV13242 already described, we infer that *Hippotherium sumegense* most likely preferred closed habitat surroundings. The relatively short length and mediolaterally expanded shaft exhibited by MAFIV13242 suggests a reduced emphasis on sustained cursorial behavior and is most consistent with more closed surroundings. A mediolaterally expanded MCIII shaft could resist loads in various directions such as those that might be generated in a habitat with twisting paths over soft substrates. Such environments are most likely to be found in closed woodland or forested areas where downed timber, other obstacles, and moist ground are more likely. The relatively short MCIII suggests a shortened limb and reduced leverage facultative for slower, less sustained running and sure-footedness. Thus, a predator avoidance strategy relying on crypsis is more likely than one of sustained high speed flight in open areas.

5.2 Macroscopic Occlusal Wear Features

The Sümeg upper cheek teeth have a strongly developed bucco-lingual groove which courses across the entire occlusal surface from the mesostyle to the center of the protocone. The groove is deepest at the mesostyle. Mesial and distal to this groove are two high and sharp crests, which course across the entire occlusal surface of the cheek tooth in parallel to the central groove structure, dividing the pre- and postfossettes into two with steep slopes flanking a central ridge. On the buccal side the crests are formed by angular projections of the ectoloph immediately


2 mm
A-b-1
A-b-2
B-b-1
B-b-2
C-b-1
C-b-2
D-b-1
D-b-2
A-b
B-b
C-b
D-b
A
B
C
D
10mm

labial to the pre- and postfossettes. These projections show different degrees of rounding, and in rare cases seem to have sharp edged tips. Grooving depth and ectoloph sharpness varies amongst Old World Neogene hipparion species and is believed to be related to diet so that deep grooving is indicative of a higher browse component while occlusal flatness, as is apparent in modern zebra, is indicative of a diet dedicated to grazing (Bernor and Armour-Chelu, in press). The recent work of Fortelius and Solounias (in press) has developed a far more sophisticated statistical means of evaluating diet based on occlusal wear features, and we await publication of their work to employ their methodology on equids. Our evaluation here is merely qualitative and meant to exemplify the differences between some Central European hipparions with marked grooving of the occlusal surface and a modern grass-eating zebra. We use characteristic maxillary M1 and M2 specimens from Sümeg (specimens #4 and #7), from Rudabánya (MAFIV12125), from Eppelsheim (HLMDDIN 2716), and a recent specimen of *Equus burchelli* (SENK19210; Figure 9, here).

Description of occlusal grooving:

Sümeg specimen #4 (left txM2; Hsum; Figure 9A, 9Ab, 9Ab 1–2) has a deep bucco-lingual groove. This courses across the midline of the tooth (from mesostyle to the middle of the protocone) and rises mesially and distally to form two ridges that dissect the pre- and postfossette into two equal halves (re: Figure 9). The ectoloph is slightly rounded apically lateral to the paracone, while absent lateral to the metacone. The mesial and distal flanks are oriented at an angle of nearly 95° (Figure 9Ab).

Eppelsheim specimen HLMDDIN 2716 (right txM2; Figure 9B, 9Bb, 9Bb1–2) also exhibits strongly developed bucco–lingual grooving (Figure 9Bb). The groove morphology is U-shaped with less straight edges formed by the ectoloph (Figure 9Bb1, 9Bb2). The grooving pattern is slightly less deep and the rounding of the mesial and distal ectoloph is slightly more pronounced than in the Sümeg specimen.

Rudabánya specimen MAFIV12125 (left txM2; Figure 9C, 9Cb, 9Cb1–2) is similar to the Sümeg and Eppelsheim specimens with bucco-lingual grooving being strongly developed. The groove morphology is U-shaped with flanks of the mesial and distal ectoloph being comparable in straightness to the Sümeg and the Eppelsheim specimens (Figure 9Cb1, 9Cb2). The rounding of the mesial and distal ectoloph is less pronounced than in the Sümeg and the Eppelsheim specimens. The cusp apex of the distal ectoloph enamel band at the buccal aspect is sharply edged and does not show significant rounding.

In *Equus burchelli boehmi* SENK19210 (8–10 year old male; left txM2; Figure 9D, 9Db, 9Db1-2) bucco-lingual grooving is poorly developed. The groove morphology is a broad, shallow U-shaped morphology and much less deeply incised in the occlusal surface than in the hipparion specimens in this comparison. The rounding of the paracone – metacone cusp apices on the buccal aspect is similar to the Sümeg and the Eppelsheim specimen, however the relief of the cusp apices is far less pronounced than in the hipparions.

Figure 9: Macroscopic occlusal features including grooving and ectoloph apical morphology. A, Ab, Ab1-2: Sümeg specimen #4 (left txM2); B, Bb, Bb1-2: Eppelsheim specimen HLMDDIN 2716 (right txM2, mirrored in figures); C, Cb, Cb1-2: Rudabánya MAFIV12125 (left txM2); D, Db, Db1-2; SENK19210 (*Equus burchelli boehmi*, 8-10 year old male; left txM2). A; B; C; D occlusal aspect (left = mesial). Bucco-lingually oriented crest structures, which distally and mesially bracket a central groove are highlighted by dotted lines. Ab, Bb, Cb, Db buccal aspect of apical crown portions. Ab1/2; Bb1/2; Cb1/2; Db1/2: apical portion of ectoloph apices of paracone (left) and metacone (right); see frames.

A
B
C
D
30µm

We realize apparent differences between the hipparion molars in this comparison and the recent zebra specimen. These differences are in the relative depth of the central groove structure and in the relief of the adjoining crests. In *Equus* the groove appears shallow, showing a broad U-shaped bottom morphology with gently curved flanks. In the hipparions this groove is steeper, deeper and more distinct. The bucco-lingual crests have highly elevated and distinct crest apices in the hipparions, in the *Equus* specimen the crests appear to be rounded and only a little distinct. In the hipparions, crest tips at the ectoloph are slightly rounded with the exception of the Rudabánya specimen, where the distal ectoloph appears angular and sharp crested buccally.

In this comparison, we find the bucco-lingual groove to be most deeply incised in the Sümeg specimens, and the least distinct in *Equus*. We predict that the macroscopic occlusal wear features will be found to be closely correlative with masticatory action and food quality and quantity. We tentatively conclude that the dietary regimens of the hipparion species we report on here are more similar to each other than to *Equus*.

5.3 Tooth Microwear Comparison

We document tooth microwear patterns in the Sümeg cheek tooth assemblage and compare them to specimens from the Dinotheriensands and from Rudabánya. Specimens available for this study included Sümeg specimens listed in tables 2–3, 21 upper M2 specimens from the Dinotheriensands and left tmP2–tmM3 (MAFIV15795) and txP3-txM2 (MAFIV15749) from Rudabánya. Figured specimens include (Figure 10): Sümeg specimen #4 (txM2); Sümeg specimen #7 (txM1); Eppelsheim specimen HLMDDIN2716 (txM2) and Rudabánya specimen MAFIV15749 (txM1).

Microwear features predominating in all samples studied are scars dichotomised into pits and scratches (striations) by various workers (Rensberger, 1978; Solounias et al., 1988; Teaford & Walker, 1984; Van Valkenburg et al., 1990; Teaford, 1991; Solounias & Hayek, 1993). Comparing the overall appearance of microwear features in the *Hippotherium sumegense* assemblage from Sümeg, both scratches and pits are equally present on the occlusal surface (Figure 10a). One specimen assigned to the small hipparion species from Sümeg (#7; Figure 10b) shows a predominance of scratches, but pits still are present. The Sümeg assemblage shows most similarities with specimens of *Hippotherium primigenium* from Eppelsheim (Figure 10c), which also show a pit dominated microwear pattern. In both samples, areas of polished enamel are more or less extended between the scars. The Rudabánya specimens studied show more scratching and less pitting than the Sümeg and Eppelsheim specimens (Figure 10d), with the exception of Sümeg specimen #7 (Figure 10b), which has most similarities with the Rudabánya material studied. In both the Rudabánya specimen and Sümeg specimen #7 there is only very little unscratched enamel surface exposed.

The frequency and morphology of enamel scars as pits and scratches are believed to be controlled by dietary regimes and functional masticatory parameters (Hayek et al., 1992; Hunter & Fortelius, 1994). In herbivorous mammals, the proportion of pits to scratches is one of the microwear characters regarded important for species segregation by Hayek et al. (1992), and is used for inferring dietary behavior (Solounias & Moelleken, 1992, 1993, 1994).

Figure 10: SEM-micrographs of the occlusal surface of the ectoloph labial to the paracone (x500) showing representative microwear features. Buccal is towards the left. A: Sümeg specimen #4 (txM2); B: Sümeg specimen #7 (txM1); C: Eppelsheim HLMDDIN2716 (txM2); D: Rudabánya MAFIV15749 (txM1).

Solounias & Hayek (1993) report that with some exceptions, recent browsers had fewer scratches and more pits than grazers; the converse is true in grazers. The predominance of scratches in Sümeg specimen #7 and the Rudabánya specimen may thus suggest a higher proportion of grass in the last meal of these specimens. On the other hand, the more pitted overall appearance of Sümeg specimen #4 and the Eppelsheim sample would indicate higher proportions of softer food matter. This is also suggested by the presence of extended polished areas. These polished and featureless areas are considered to be controlled by occlusal enamel-enamel attrition, as demonstrated by Teaford & Walker (1983). We thus expect considerable attrition control in microwear features of the Sümeg specimen #4 (Figure 10a) and in the Eppelsheim specimen HLMDDIN2716 (Figure 10c). We are aware of the fact that this qualitative comparison is provisional, however, it does indeed point to differences in the microwear of Sümeg specimens #4, *H. sumegense*, and #7 *H. sp.* small.

6 Acknowledgements

We wish to thank OTKA (Hungary), the National Geographic Society, L.S.B. Leakey Foundation, Alexander Von Humboldt Stiftung and the US-Hungarian Cooperative Research Program administered by Ms. Francine Berkowicz (Smithsonian Institution) for funding our research on the Rudabánya and other Central European hipparionine horses.

7 Literature cited

Abel, O. (1927): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1–679.

Bachmayer, F. & R.W. Wilson (1970): Small Mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch Fissures of Burgenland. Austria. – Ann. Naturhist. Mus. **74**: 533–587. Wien.

Bachmayer, F. & W. Wilson (1984): Die Kleinsäuger von Götzendorf, Niederösterreich. – Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, **193**(6): 303–319. Wien.

Bernor, R.L. & J. Franzen (1997): The equids (Mammalia, Perissodactyla) from the late Miocene (Early Turolian) of Dorn-Dürkheim 1 (Germany, Rheinhessen). – Courier Forschungsinstitut Senckenberg. **197**: 117–186. Frankfurt.

Bernor, R.L. & M. Armour-Chelu (1996): Later Neogene Hipparions from the Manonga Valley, Tanzania. – In: Harrison, T. (ed.): Neogene Paleontology of the Manonga Valley, Tanzania. Plenum: New York. pp. 219–264.

Bernor, R.L. & M. Armour-Chelu (1999): Towards an Evolutionary History of African Hipparionine Horses – In: Bromage, T. & Schrenk, F. (eds.): African Biogeography, Climate Change and Early Hominid Evolution, Wenner-Gren Foundation Conference, Livingstonia Beach Hotel, Salima, Malawi. Oxford: Oxford.

Bernor, R.L. & D. Lipscomb (1991): The systematic position of *"Plesiohipparion" aff. huangheense*, Gülyazi, Turkey. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. **31**: 107–123. München.

Bernor, R.L. & D. Lipscomb (1995): A consideration of Old World hipparionine horse phylogeny and global abiotic processes. – In: Vrba E. et al. (eds.): *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press: New Haven. pp. 164–177.

Bernor, R.L., G. Koufos, M.O. Woodburne & M. Fortelius (1996): The evolutionary history and biochronology of European and Southwestern Asian late Miocene and Pliocene hipparionine horses. – In: Bernor, R.L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Later Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press: New York. pp. 307–338.

Bernor, R.L., H. Tobien, L.-A. Hayek & H.-W. Mittmann (1997): *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). – Andrias **10**: 1–230, Karlsruhe.

Bernor, R.L., H. Tobien & M.O. Woodburne (1989): Patterns of Old World hipparionine evolutionary diversification and biogeographic extension. – In: Lindsay E.H., V. Fahlbusch & P. Mein (eds.): *Topics on European Mammalian Chronology*. Plenum: New York. pp. 263-319

Bernor, R .L., J. Kovar-Eder, D. Lipscomb, F. Rögl, S. Sen & H. Tobien (1988): Systematics, stratigraphic and paleoenvironmental contexts of first-appearing *Hipparion* in the Vienna Basin, Austria. – Journal of Vertebrate Paleontology 8:427–452. Los Angeles.

Bernor, R.L., R.S. Scott, M. Fortelius, J. Kappelman, M. Armour-Chelu & S. Sen. (in prep): Systematics and Evolution of the Late Miocene Hipparions from Sinap, Turkey. - In: Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S. and Bernor, R.L. (eds.). The Sinap Formation. Columbia University Press.

Bolliger, T. (1996): A Current Understanding About the Anomalomyidae (Rodentia): Reflections on Stratigraphy, Paleobiogeography, and Evolution. – In: Bernor, R. L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press: New York. pp. 235–245.

Bolliger, T. (1999): Family Anomalomyidae. – In: Rössner, G.E. & K. Heissig (eds.): The Miocene Land Mammals of Europe. Verlag Dr. Friedrich Pfeil: München. pp. 411–420.

Eisenmann, V. (1995): What metapodial morphometry has to say about some Miocene hipparions. – In: Paleoclimate and Evolution – With Emphasis on Human Origins; Yale: New Haven. pp. 148–163.

Eisenmann, V., M.-T. Alberdi, C. de Giuli & U. Staesche (1988): Studying Fossil Horses Volume I: Methodology. – In: Woodburne, M. O. & P.Y. Sondaar (eds.): Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981". Brill: Leiden. pp. 1–71.

Fahlbusch, V. (1991): The Meaning of MN-Zonation: Considerations for a Subdivision of the European Continental Tertiary Using Mammals. – Newsl. Stratigr. **24** (3): 159–173. Stuttgart.

Fortelius, M. & Solounias, N. (in press): Functional characterization of ungulate molars using abrasion attrition wear gradient. – American Museum Novitates.

Gabunia, L.K. (1959): Histoire du genre *Hipparion*. – Ed. Acad. Sci., USSR, Moscou, traduction en français B.R.G.M., 69 Fig., 151 Tab., 23 Pl.; Paris.

Getty, R. (1982): The Anatomy of Domestic Animals. 1211 pp. Philadelphia

Gromova, V. (1952): Le Genre *Hipparion*. – Institute de Paleontologie Academie de Sciences, l'USSR **36**. 12: 1–473, 54 Abb., 18 Tab., 13 Taf: Paris.

Haas, J., E. Jocha-Edelényi, L. Gidai, M. Kaiser, M. Kretzoi & J. Oravecz (1984): Sümeg és környékének földtani felépítése [Geology of Sumeg and its neighbourhood]. – Geol. Hung. ser. Geol. **20**: 1–353. Budapest.

Hayek, L.-A., Bernor, R.L., Solounias, N. & Steigerwald, P. (1992): Preliminary studies of Hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. – Ann. Zool. Fennici **28**:187–200. Helsinki.

Hensel, R. (1860): Über *Hipparion mediterraneum*. – Abh. Königl. Akad. Wiss., 27–121. Berlin.

Hunter, J. P. & M. Fortelius (1994): Comparative occlusal morphology, facet development, and microwear in two sympatric species of *Listriodon* (Mammalia: Suidae) from the middle Miocene of western Anatolia (Turkey). – Journal of Vertebrate Paleontology **14**(1): 105–126. Los Angeles.

Jungers, W.L., A.B. Falsetti, & C.E. Wall (1995): Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. – Yearbook of Physical Anthropology **38**: 137–161.

Kordos, L. (1987a): *Karstocricetus skofleki* gen.n., sp. n. and the evolution of the Late Neogene Cricetidae in the Carpathian Basin. – Frag. Min. et Pal. **13**: 65–88.

Kordos, L. (1987b): Neogene Vertebrate Biostratigraphy in Hungary. – Ann. Inst. Geol. Publ. Hung., **70**: 393-396.

Kordos, L. (1989): Anomalomyidae (Mammalia, Rodentia) Remains from the Neogene of Hungary. – Földt. Int. Évi Jel. 1987-röl. **1989**: 293-311.

Kordos, L. (1992): Magyarország harmad- és negyedidöszaki emlösfaunájának fejlödése és biokronológiája [Evolution and Biochronology of the Tertiary and Quaternary Mammal Fauna of Hungary]. – DSc Thesis, manuscript, Budapest.

Kordos, L., I. Meszaros, L. Magyar, P. Mueller & R.L. Bernor (in prep.): Recent paleontological results on the Tihany Section.

Koufos, G. D. (1984): A new hipparion (Mammalia, Perissodactyla) from the Vallesian (Late Miocene) of Greece. – Paläont. Z. **58**(3/4): 307–317. Stuttgart.

Koufos, G. D. (1987): Study of the Pikermi hipparions Part I: Generalities and taxonomy. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987 section C, n° 2: 197–252. Paris.

Kowalski, K. (1994): Evolution of *Anomalomys* GAILLARD, 1900 (Rodentia, Mammalia) in the Miocene of Poland. – Acta Zool. Cracoviensia **37**(1): 163–176. Cracov.

Kretzoi, M. (1954): Rapport final des fouilles paléontologiques dans la grotte de Csákvár. – Földt. Int. Évi Jel. **1954**: 55–68. Budapest.

Kretzoi, M. (1969): Sketch of the Late Cenozoic (Pliocene and Quaternary) Terrestrial Stratigraphy of Hungary. – Földrajzi Közlemények, **17**(3): 198-204. Budapest.

Kretzoi, M. (1984): A Sümeg-Gerinci fauna és faunaszakasz [Fauna and faunal stage of Sümeg-Gerinc]. – Geol. Hung. ser. Geol. **20**: 214–222. Budapest.

Kretzoi, M. (1987): Terrestrische Biochronologie/Stratigraphie des Karpatenbeckens im Pannonien (s.l.). – Ann. Hung. Geol. Inst. **69**: 409–422. Budapest.

Kretzoi, M. & M. Pécsi (1982): Pliocene and Pleistocene Development and Chronology of the Pannonian Basin. – Föld. Közlem. **31**(4): 300–326. Budapest.

Mein, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – In: Senes, J. (ed.): Report on Activity of R.C.M.N.S. Working Group. Reg. Comm. Med. Neogene Stratigraphy. p. 78–81.

Mein, P. (1979): Rapport d'activité du groupe de travail vertébré mise à jour de la biostratigraphie du neogène basée sur les mammifères. Ann. Géol. Pays Hellén. p. 1367–1372. Athens.

Mein, P. (1989): Updating of MN Zones. – In: Lindsay, E.H., F. Fahlbusch & P. Mein (eds.): *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum: New York. p. 73–90.

Nickel, R., A. Schummer & E. Seiferle (1986): The Anatomy of the Domestic Animals 1. The Locomotor System of the Domestic Animals. 499 pp. Berlin & Hamburg.

Rabeder, G. (1985): Die Säugetiere des Pannonien. – In: Papp, A., Á. Jámbor & F.F. Steininger (eds.): *Chronostratigraphie und Neostratotypen, Miozan M6, Pannonien*, pp.440–463., Akadémiai Kiadó, Budapest.

Rensberger, J.M. (1978): Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. – In: P. M Butler & K.A. Joysey, (eds.): *Development, Function and Evolution of Teeth*. pp.415–438. Acad. Press: New York.

Rögl, F., H. Zapfe, R.L Bernor, R. Brzobohaty, G. Daxner-Höck, I. Draxler, O. Fejfar, J. Gaudat, P. Herrmann, G. Rabeder, O. Schultz & R. Zettler (1993): Die Primatenfundstelle Götzendorf an der Leitha (Obermiozän des Wiener Beckens, Niederösterreich). – Jb. Geol. B. – A. **136**(2): 503–526. Wien.

Rögl, F. & G. Daxner-Höck (1996): Late Miocene Paratethys correlations.. – In: Bernor R.L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press: New York. pp. 47–55

Schaub, S. & H. Zapfe (1953): Die Fauna der miozanen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). – Öst. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. **163**(3): 181–215. Wien.

Scott, K.M. (1990): Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. – In: Damuth, J., B.J. Macfadden (eds.): *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press: Cambridge. pp. 301–335.

Solounias, K. & L A.C. Hayek. (1988): Dietary adaptions and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. – Palaeontogr. Palaeoclim. Palaeoecol. **65**:159–172.

Solounias, N. & L.A. Hayek (1993): New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. – J. Zool., Lond. **229**: 421–445.

Solounias, N. & S.M.C. Moelleken. (1992): Dietary adaptations of two goat ancestors and evolutionary considerations. – Géobios **25**(6): 797–809.

Solounias, N. & S.M.C. Moelleken. (1993): Tooth microwear and premaxillary shape of an archaic antelope. – Lethaia **26**: 261–268.

Solounias, N. & S.M.C. Moelleken. (1994): Differences in diet between two archaic ruminant species from Sansan, France. – Historical Biology **7**: 203–220.

Solounias, N., M.F. Teaford, & A. Walker (1988): Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. – Paleobiology **14**: 287–300.

Steininger, F.F., W.A. Berggren, D.V. Kent, R.L. Bernor, S. Sen & J. Agusti (1996): Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronologic correlations of European mammal units. - In: Bernor, R.L., V. Fahlbusch & H.W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press: New York. pp. 7–46.

Swisher, C.C. III (1996): New 40Ar/39Ar dates and their contribution toward a revised chronology for the late Miocene nonmarine of Europe and West Asia. – In: Bernor, R. L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press: New York. pp. 64–77.

Teaford, M.F. (1991): Dental microwear: What can it tell us about diet and dental function? – In: M.A. Kelly & C. Spencer Larsen (eds.): Advances in dental anthropology. Wiley-Liss Inc.: New York. pp. 341–356.

Teaford, M. F. & A.C. Walker, (1983): Dental microwear in adult and still-borne guinea pigs (*Cavia porcellus*). – Arch. Oral Biol. **28**: 1077–1081.

Teaford, M.F. & A. Walker (1984): Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. – Am. J. Phys. Anthropol. **64**: 191–200.

Van Valkenburg, B. V., M. F. Teaford., & A. Walker. (1990): Molar microwear and diet in large carnivores: inference concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. – J. Zool. Lond. **222**: 319–340.

Woodburne, M. O., R. L. Bernor & C.C. Swisher III (1996): An appraisal of the stratigraphic and phylogenetic bases for the "Hipparion Datum" in the Old World. - In: Bernor, R.L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press: New York. pp.124–136.

Woodburne, M. O., G. Theobald, R.L. Bernor, C.C. Swisher III, H. König & H. Tobien. (1996a): Advances in Geology and Stratigraphy at Höwenegg, Southwestern Germany. In: Bernor, R.L., V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press: New York. pp.106–123.

Legend of Hipparionine Character States (following Bernor et al., 1989 and Bernor & Lipscomb 1991, 1995; Bernor & Armour-Chelu, 1999)

C1) Relationship of lacrimal to the preorbital fossa: A = lacrimal large, rectangularly shaped, invades medial wall and posterior aspect of preorbital fossa; B = lacrimal reduced in size, slightly invades or touches posterior border of preorbital fossa; C = preorbital bar (POB) long with the anterior edge of the lacrimal placed more than half the distance from the anterior orbital rim to the posterior rim of the fossa; D = POB reduced slightly in length but with the anterior edge of the lacrimal placed still more than 1/2 the distance from the anterior orbital rim to the posterior rim of the fossa; E = POB vestigial, but lacrimal as in D; F = POB absent; G = POB very long with anterior edge of lacrimal placed less than 1/2 the distance from the anterior orbital rim to the posterior rim of the fossa; H = POB absent.

C2) Nasolacrimal fossa: A = POF large, ovoid shape and separated by a distinct medially placed, dorsoventrally oriented ridge, dividing POF into equal anterior (nasomaxillary) and posterior (nasolacrimal) fossae; B = nasomaxillary fossa sharply reduced compared to nasolacrimal fossa; C = nasomaxillary fossa absent (lost), leaving only nasolacrimal portion (when a POF is present).

C3) Orbital surface of lacrimal bone: A = with foramen; B = reduced or lacking foramen.

C4) Preorbital fossa morphology: A = large, ovoid shape, anteroposteriorly oriented; B = POF truncated anteriorly; C = POF further truncated, dorsoventrally restricted at anterior limit; D = subtriangular shaped and anteroventrally oriented; E = subtriangularly shaped and anteroposteriorly oriented; F = egg-shaped and anteroposteriorly oriented; G = C-shaped and anteroposteriorly oriented; H = vestigial but with a C-shaped or egg-shaped outline; I = vestigial without C-shape outline, or absent; J = elongate, anteroposteriorly oriented; K = small, rounded structure; L = posterior rim straight, with non-oriented medial depression.

C5) Fossa posterior pocketing: A = deeply pocketed, greater than 15 mm in deepest place; B = pocketing reduced, moderate to slight depth, less than 15 mm; C = not pocketed but with a posterior rim; D = absent, no rim but a remnant depression; E = absent.

C6) Fossa medial depth: A = deep, greater than 15 mm. in deepest place; B = moderate depth, 10–15 mm in deepest place; C = shallow depth, less than 10 mm in deepest place; D = absent.

C7) Preorbital fossa medial wall morphology: A = without internal pits; B = with internal pits.
C8) Fossa peripheral border outline: A = strong, strongly delineated around entire periphery; B = moderately delineated around periphery; C = weakly defined around periphery; D = absent with a remnant depression; E = absent, no remnant depression.
C9) Anterior rim morphology: A = present; B = absent.
C10) Placement of infraorbital foramen: A = placed distinctly ventral to approximately 1/2 the distance between the preorbital fossa's anteriormost and posteriormost extent; B = inferior to, or encroaching upon anteroventral border of the preorbital fossa.
C11) Confluence of buccinator and canine fossae: A = present; B = absent, buccinator fossa is distinctly delimited.
C12) Buccinator fossa: A = not pocketed posteriorly; B = pocketed posteriorly.
C13) Caninus (= intermediate) fossa: A = absent; B = present.
C14) Malar fossa: A = absent; B = present.
C15) Nasal notch position: A = at posterior border of canine or slightly posterior to canine border; B = approximately half the distance between canine and P2; C = at or near the anterior border of P2; D = above P2; E = above P3; F = above P4; G = above M1; H = posterior to M1.
C16) Presence of dP1 (16U) or dp1 (16L): A = persistent and functional; B = reduced and non-functional; C = absent.
C17) Curvature of maxillary cheek teeth: A = very curved; B = moderately curved; C = straight.
C18) Maximum cheek tooth crown height: A = < 30 mm; B = 30–40 mm; C = 40–60 mm; D = 60–75 mm; E = 75+ maximum crown height.
C19) Maxillary cheek tooth fossette ornamentation: A = complex, with several deeply amplified plications; B = moderately complex with fewer, more shortly amplified, thinly banded plications; C = simple complexity with few, shortly amplified plications; D = generally no plis; E = very complex.
C20) Posterior wall of postfossette: A = may not be distinct; B = always distinct.
C21) Pli caballin morphology: A = double; B = single or occasionally poorly defined double; C = complex; D = plis not well formed.
C22) Hypoglyph: A = hypocone frequently encircled by hypoglyph; B = deeply incised, infrequently encircled hypocone; C = moderately deeply incised; D = shallowly incised.
C23) Protocone shape: A = round q-shape; B = oval q-shape; C = oval; D = elongate-oval; E = lingually flattened-labially rounded; F = compressed or ovate; G = rounded; H = triangular; I = triangular-elongate; J = lenticular; K = triangular with rounded corners.
C24) Isolation of protocone: A = connected to protoloph; B = isolated from protoloph.
C25) Protoconal spur: A = elongate, strongly present; B = reduced, but usually present; C = very rare to absent.
C26) Premolar protocone/hypocone alignment: A = anteroposteriorly aligned; B = protocone more lingually placed.
C27) Molar protocone/hypocone alignment: A = anteroposteriorly aligned; B = protocone more lingually placed.
C28) P2 anterostyle (28U) / paraconid (28L): A = elongate; B = short and rounded.
C29) Mandibular incisor morphology: A = not grooved; B = grooved.
C30) Mandibular incisor curvature: A = curved; B = straight.
C31) I3 lateral aspect: A = elongate, not labiolingually constricted; B = very elongate, labiolingually constricted distally; C = atrophied.
C32) Premolar metaconid: A = rounded; B = elongated; C = angular on distal surface; D = irregular shaped; E = square shaped; F = pointed.
C33) Molar metaconid: A = rounded; B = elongated; C = angular on distal surface; D = irregular shaped; E = square shaped; F = pointed.
C34) Premolar metastylid: A = rounded; B = elongate; C = angular on proximal surface; D = irregular shaped; E = square shaped; F = pointed.
C35) Premolar metastylid spur: A = present; B = absent
C36) Molar metastylid: A = rounded; B = elongate; C = angular on proximal surface; D = irregular shaped; E = square shaped; F = pointed.
C37) Molar metastylid spur: A = present; B = absent

C38) Premolar ectoflexid: A = does not separate metaconid and metastylid; B = separates metaconid and metastylid.
C39) Molar ectoflexid: A = does not separate metaconid and metastylid; B = separates metaconid and metastylid; C = converges with preflexid and postflexid to abutt against metaconid and metastylid.
C40) Pli caballinid: A = complex; B = rudimentary or single; C = absent.
C41) Protostylid: A = present on occlusal surface often as an enclosed enamel ring; B = absent on occlusal surface, but may be on side of crown buried in cement; C = strong, columnar; D = a loop; E = a small, poorly developed loop; F = a small, pointed projection continuous with the buccal cingulum.
C42) Protostylid orientation: A = courses obliquely to anterior surface of tooth; B = less oblique coursing, placed on anterior surface of tooth; C = vertically placed, lies flush with protoconid enamel band; D = vertically placed, lying lateral to protoconid band; E = open loop extending posterolabially.
C43) Ectostylids: A = present; B = absent.
C44) Premolar linguaflexid: A = shallow; B = deeper, V-shaped; C = shallow U-shaped; D = deep, broad U-shape; E = very broad and deep.
C45) Molar linguaflexid: A = shallow; B = V-shaped; C = shallow U-shaped; D = deep, broad U-shape; E = very broad and deep.
C46) Preflexid morphology: A = simple margins; B = complex margins; C = very complex.
C47) Postflexid morphology: A = simple margins; B = complex margins; C = very complex.
C48) Postflexid invades metaconid/metastylid junction by anteriormost portion bending sharply lingually: A = no; B = yes.
C49) Protoconid enamel band morphology: A = rounded; B = flattened.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	151–164	München, 15. 12. 1999

Neue Kleinsäugerfunde aus dem Oligozän (MP 24, 25) der subalpinen Molasse Oberbayerns

Von Undine Uhlig*)

Mit 6 Abbildungen

Kurzfassung

Aus dem Südost-Teil der Murnauer Mulde, einem Faltenzug der subalpinen Molasse Oberbayerns, werden neun neue Kleinsäuger-Fundpunkte beschrieben. Fünf davon liegen in der Unteren Brackwassermolasse (Untere Cyrenen-Schichten), vier in der Unteren Süßwassermolasse (Untere Bunte Molasse). Die Fundstellen Gröben 2 und 3 weisen mit insgesamt 15 Kleinsäugertaxa eine besonders reiche Säugetierfauna auf. Gröben 2 konnte aufgrund der Funde von *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975 in den Übergangsbereich der Säugerzonen MP 24 / 25 eingestuft werden. Vier Fundstellen in den Unteren Cyrenen-Schichten führen außerdem Otolithen, die zum Teil ebenfalls biostratigraphisch verwertbar waren.

Abstract

Nine new localities of micromammals are described from the southeastern part of the Murnau syncline (subalpine Molasse, Southern Bavaria, Germany). Five of these new localities are situated in the Lower *Cyrena* Beds, four in the Lower Freshwater Molasse. The localities Gröben 2 and 3 show with together 15 micromammal taxa an especially rich fauna. Gröben 2 is classified in the transition zone of the mammal units MP 24 / 25 because of the presence of *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975. Four of the localities in the Lower *Cyrena* Beds yielded also otoliths, wich partly could be used as an additional stratigraphic tool.

1. Einleitung

Fahlbusch & Heissig (1987: 85–92) gruben erstmals intensiv nach Säugetieren in der oberbayerischen Faltenmolasse. Dabei gelang ihnen die Entdeckung zahlreicher säugetierführender Schichten, z. B. Rottenbuch 1–3, 5, 6 und 8 (MP 30 - MN 1) und Habach 5 (MP 25).

1992 kartierte die Autorin im Rahmen ihrer Diplomarbeit unter der Betreuung von Herrn Prof. V. Fahlbusch den Südost-Teil der Murnauer Mulde. In diesem Gebiet konnten neun neue säugetierführende Schichten aufgefunden werden (Uhlig 1993: 48, 63, 86, 88, 90, 91). Vier dieser Fundstellen (Mühleck 2, Pölten 1, Gröben 2 und 3) wurden 1998 erneut aufgesucht und mit jeweils ca. 200 kg Sediment beprobt.

*) Dr. Undine Uhlig, Institut für Paläontologie und hist. Geologie der Universität München, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München

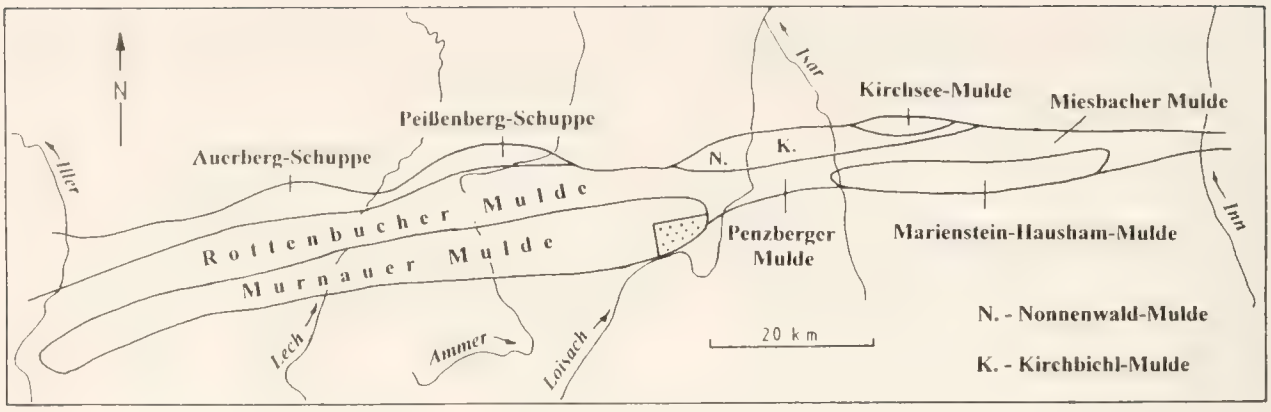


Abb. 1: Übersichtskarte der subalpinen Molasse zwischen Iller und Inn (nach LEMCKE 1988: 70, Abb. 42). Das Bearbeitungsgebiet ist als gepunktete Fläche markiert.

2. Geologische Situation

Mit Beginn des Obereozäns entwickelte sich nördlich der von Süden heranrückenden kalkalpinen Decken ein etwa West-Ost streichender Tiefseetrog, der mit den flyschähnlichen Deutenhauser Schichten aufgefüllt wurde. Im Unter-Oligozän (Rupel-Stufe) leiteten die Ablagerungen der Tonmergel- und Bausteinschichten in die flacher marine Molassefazies (Untere Meeresmolasse) über (siehe LEMCKE 1988: 15, 16).

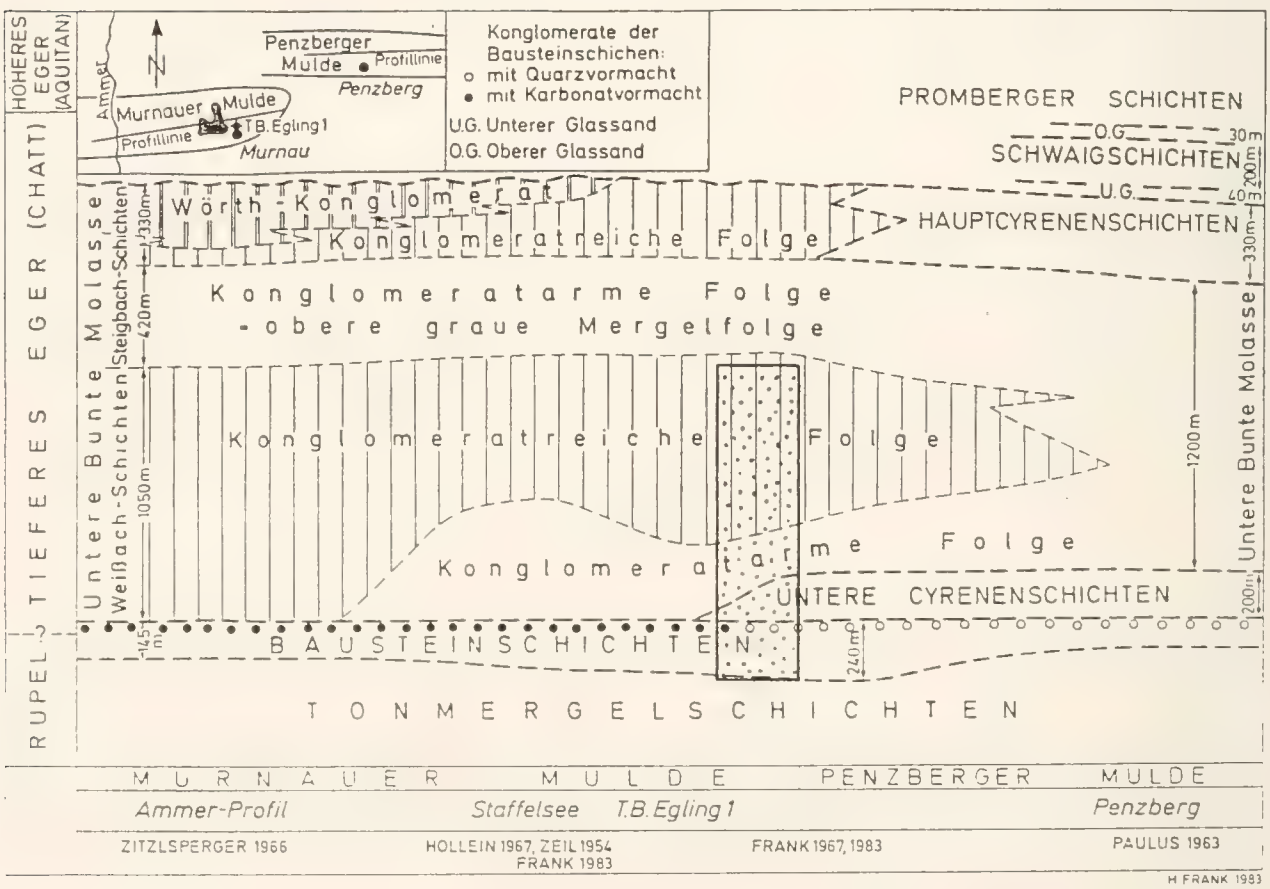


Abb. 2: Stratigraphisch-fazielle Übersicht der Molassesedimente zwischen der Ammer und Penzberg (aus DOBEN & FRANK 1983: 22, Abb. 5). Die Ablagerungen im Bearbeitungsgebiet sind als gepunktete Fläche markiert.

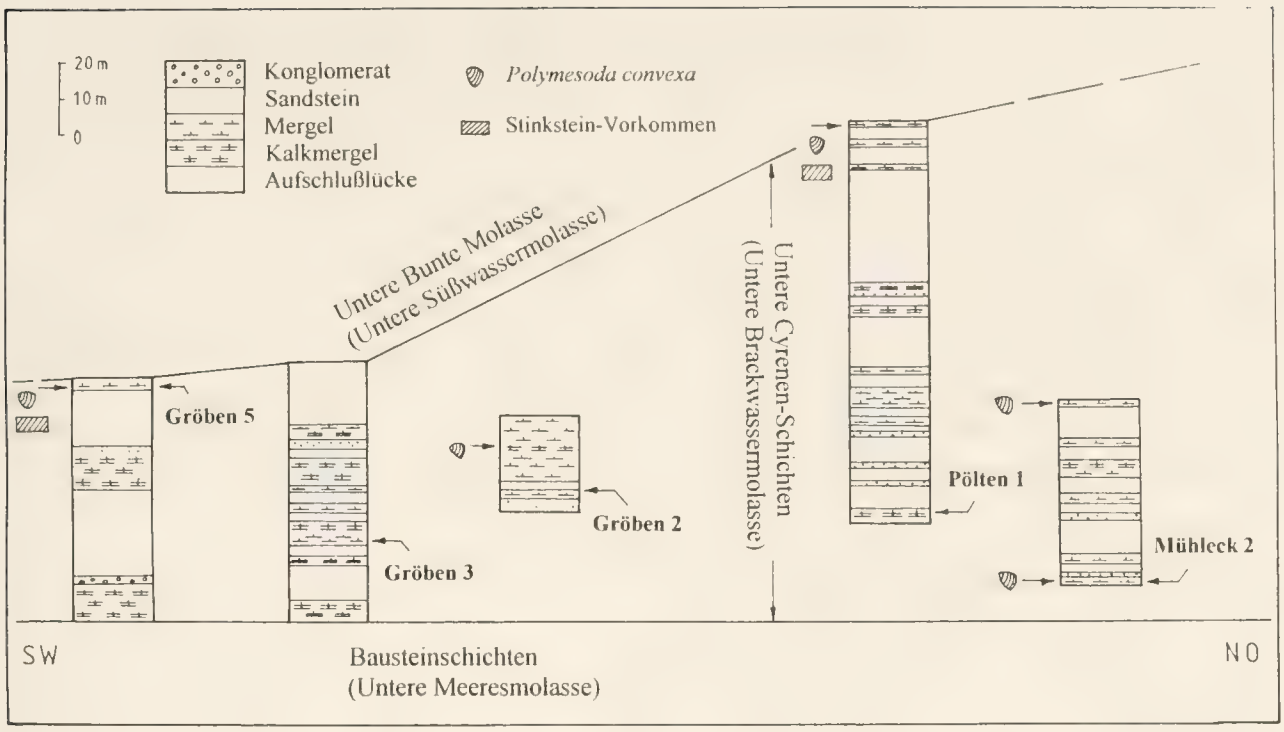


Abb. 3: Säulenprofile durch die Unteren Cyrenen-Schichten im Südost-Teil der Murnauer Mulde zwischen Steinbruchleiten und Mühleck mit Kennzeichnung der säugetierführenden Schichten. Der Bezugshorizont an der Basis ist der Top der Bausteinschichten. (Diese Korrelation basiert auf feinstratigraphischen Profilaufnahmen im Rahmen der Diplomarbeit der Autorin, siehe Uhlig 1993: 43, 49, Abb. 15)

An der Wende Unter-Oligozän / Ober-Oligozän (Rupel-Chatt-Grenze) zog sich das Meer aus dem westlichen Teil des Molassebeckens zurück. Der östliche Teil blieb marin. Im Verzahnungsbereich mit der westbayerischen Unteren Süßwassermolasse (Untere und Obere Bunte Molasse) lagerten sich die Sedimente der Unteren Brackwassermolasse (Cyrenen-Schichten) ab (siehe Geissler 1975: 64, Abb. 1 und Barthelt 1989: 11, Abb. 1).

An der Frontpartie der im Miozän nordwärts gleitenden alpinen Decken wurden südlichste Teile der Molasse von ihrem Untergrund abgeschert und in mehrere West-Ost verlaufende Muldenzüge zusammengestaucht, welche heute als subalpine Molasse bezeichnet werden (siehe Lemcke 1973: 32). Einer der südlichen Faltenzüge ist die Murnauer Mulde, an deren Südost-Ende das Bearbeitungsgebiet liegt (Abb. 1).

Im Ostteil der Murnauer Mulde folgen über den marinen Bausteinschichten die brackischen Unteren Cyrenen-Schichten, die von Ost nach West deutlich an Mächtigkeit abnehmen (Abb. 2). Die Unteren Cyrenen-Schichten zeichnen sich im Bearbeitungsgebiet durch graue Mergel und Kalkmergel aus, Feinsandsteine sind zwischengeschaltet; brackische Horizonte mit *Polymesoda convexa* (Brongniart, 1820) (alter Gattungsname: *Cyrena*) und Stinksteine (bituminöse Kalke) treten sporadisch auf (Uhlig 1993: 42) (Abb. 3).

Im Westteil des Bearbeitungsgebietes verzahnen sich die Unteren Cyrenen-Schichten immer stärker mit den limnisch-fluviatilen Ablagerungen der Unteren Bunten Molasse. In diesem Bereich können bis zu zwei Meter mächtige Konglomeratbänke in den Brackwassersedimenten angetroffen werden (siehe Abb. 3).

Die Untere Bunte Molasse ist durch graue, häufig rötlich und violett geflammte Mergel und Kalkmergel, sowie durch Sandsteine und bis zu 30 m mächtige Konglomerathorizonte charakterisiert (Uhlig 1993: 59, 60).

3. Die Säugetier-Fundstellen in der Unteren Brackwassermolasse (Untere Cyrenen-Schichten)

Gröben 2
(entspricht dem Fundpunkt B2/1 in Uhlig 1993: 88, Abb. 27)

Die Fundstelle befindet sich an der Ostflanke eines Forstweges, ca. 320 m südwestlich Gröben bei Murnau und ca. 400 m nördlich der Loisach, R 44 46 665, H 52 83 375, Blatt 8333 Murnau a. Staffelsee, ca. 705 m ü. NN (siehe Abb. 4). Bei der Fundschicht handelt es sich um einen ca. 5 cm mächtigen Mergel mit geringem Feinsandgehalt. An der Basis weist der Mergel eine ca. 2–5 mm dicke schwarzbraune Lage auf; ansonsten ist er grüngrau gefärbt. Makroskopisch ist Schalenbruch von Landgastropoden (*Cepaea*) erkennbar.

Pisces (Otolithen):
- „genus Umbridarum“ *crassus* (Weiler, 1963)
- ? *Palaeumbra moguntina* Weiler, 1973
- Umbridae indet. (abgerollte Bruchstücke)

Mammalia:
- *Peratherium* sp.
- Insectivora indet.
- Gliridae indet.
- *Sciurodon* sp.
- *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975
- *Eucricetodon* n. sp. (sehr klein)
- *Pseudocricetodon* aff. *montalbanensis* (Thaler, 1969)
- *Paracricetodon* sp.
- Cricetidae indet.
- Aplodontidae indet.
- Cainotheriidae indet.

Begleitflora: *Chara*-Gyrogonite (sehr stark abgerollt)

Begleitfauna: Gastropoden (*Cepaea*), „*Ophisaurus*“-Osteoderme (massenhaft), Fischzähne, Vertebratenknochen und -bruch (massenhaft)

Ein Großteil der Säugerzähne ist bereits in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München (BSP) inventarisiert (1993 XVII 44–46, 52–70, 73–90).

Gröben 3
(entspricht dem Fundpunkt B1–2/1 in Uhlig 1993: 86)

Der Fundpunkt liegt ca. 500 m südwestlich Gröben bei Murnau und ca. 300 m nördlich der Loisach, im Wasserriß an der Westflanke, ca. 22 m über dem Top der Höheren Bausteinschichten, R 44 46 500, H 52 83 265, Blatt 8333 Murnau a. Staffelsee, ca. 660 m ü. NN (siehe Abb. 4). Am Fundpunkt aufgeschlossen ist ein ca. 3 m mächtiger, grüngrauer Mergel, der von harten Kalkmergelbänken überlagert wird (vergleiche Abb. 3). Säugetierführend ist der Mergel nur 2–2, 5 m unterhalb der Hangendgrenze.

Mammalia:
- Insectivora indet.
- *Gliravus* cf. *tenuis* Bahlo, 1975

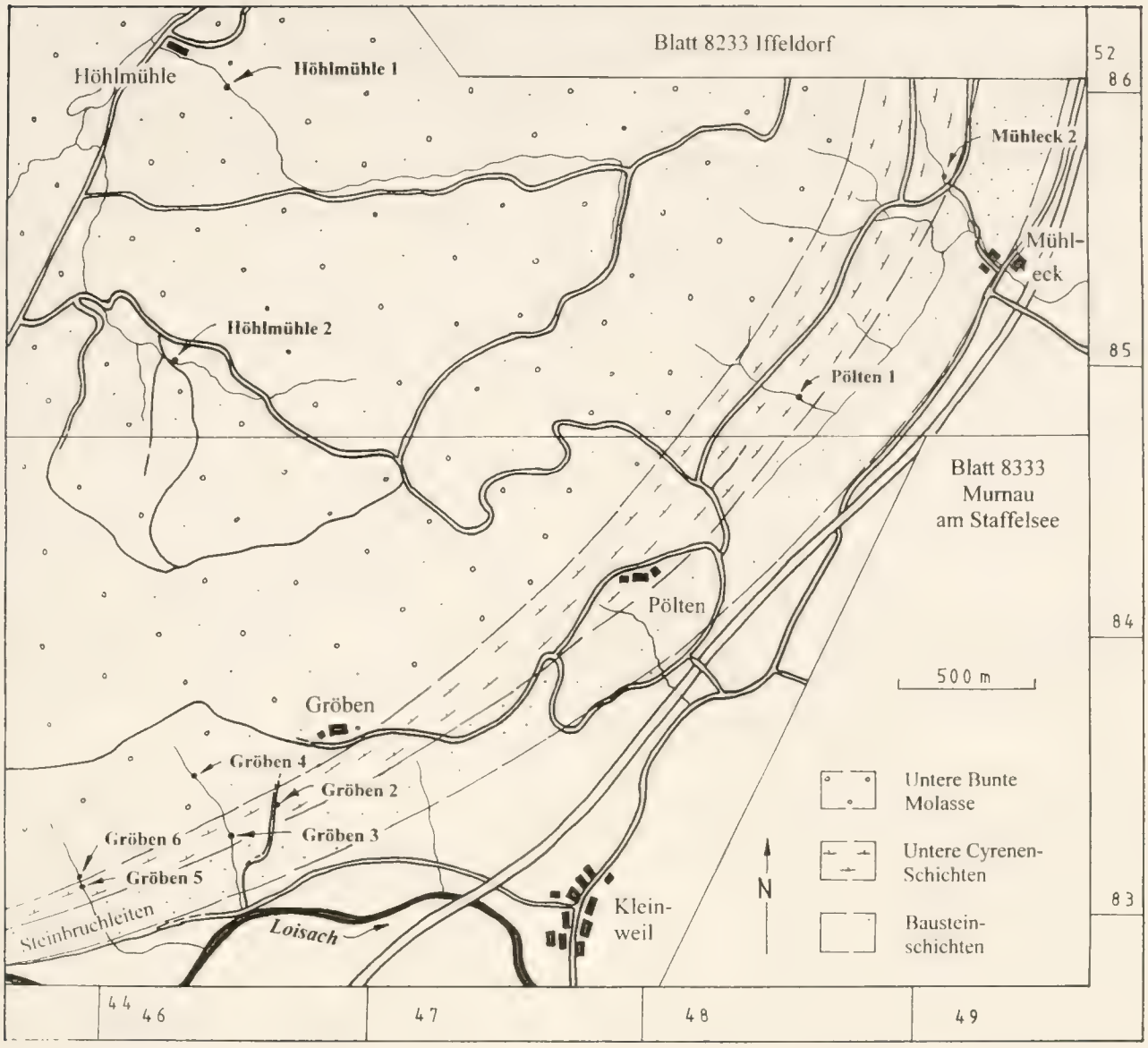


Abb. 4: Geologische Übersichtsskizze (ohne Quartär) des Südost-Teils der Murnauer Mulde zwischen Steinbruchleiten und Mühleck mit den im Text beschriebenen Säugetier-Fundstellen (nach Uhlig 1993: 79, 92, Abb. 23, 29)

Glirinae indet.
Gliridae indet.
Eomys sp.
Pseudocricetodon sp.

Begleitflora: *Chara*-Gyrogonite (massenhaft 1–1,5 m unter der Hangendgrenze)

Begleitfauna: Gastropoden, Fischzähne, „*Ophisaurus*"-Osteoderme, Vertebratenknochen und -bruch

Ein Teil der Säugerzähne ist in der BSP inventarisiert (1993 XVII 6–8, 48–50, 72).

Gröben 5a und b
(entspricht den Fundpunkten A1–2/14, 16 in Uhlig 1993: 48)

Diese Fundstelle befindet sich am Westhang eines Wasserrisses in der Steinbruchleiten, 1050 m südwestlich Gröben bei Murnau und 425 m nördlich der Loisach, R 44 45 962, H 52 83 075,

ca. 690 m ü. NN (siehe Abb. 4). Bei beiden Fundschichten (5a und 5b) handelt es sich um einen dunkelbraunen, schwach siltigen Mergel, der makroskopisch Bivalven- und Gastropodenschalenbruch aufweist (*Polymesoda* und *Tympanotonus*). Gröben 5a ist 10 cm mächtig, Gröben 5b 3 m. In Gröben 5b befinden sich die Säugetierreste nur im unteren Drittel. Die beiden Fundschichten sind durch eine ca. 5 cm mächtige Stinksteinbank getrennt.

Mammalia:

Cricetidae indet. (nur Gröben 5a)
Kleinsäuger (Zahnfragmente)

Begleitflora:

Chara-Gyrogonite

Begleitfauna: Bivalven, Gastropoden, Ostracoden, Fischzähne, Otolithen, „*Ophisaurus*"-Osteoderme, Vertebratenknochenbruch

Pölten 1
(entspricht dem Fundpunkt C4–1/1 in Uhlig 1993: 90)

Die Fundstelle befindet sich an der Südwest-Flanke eines Wasserrisses, ca. 900 m nordöstlich Pölten, R 44 48 575, H 52 84 900, Blatt 8233 Iffeldorf, ca. 660 m ü. NN (siehe Abb. 4). Die Fundschicht ist ein ca. 0,7 m mächtiger, grauer, schwach siltiger Mergel mit einer kohligen Lage ca. 40 cm über der liegenden Kalkmergel-Bank.

Pisces (Otolithen):

Palaeolebias symmetricus (Weiler, 1963)
Dapalis sp.

Mammalia:

Rodentia indet.
Kleinsäuger (Zahnfragmente und Incisivenfragmente)

Begleitfauna: Gastropoden (Schalenbruch), Fischzähne, „*Ophisaurus*"-Osteoderme, Vertebratenknochenbruch

Mühleck 2
(entspricht dem Fundpunkt C1–2/1 in Uhlig 1993: 90)

Die Fundstelle befindet sich an der Ostflanke eines Wasserrisses, ca. 480 m nordwestlich Mühleck, R 44 49 150, H 52 85 725, Blatt 8233 Iffeldorf, ca. 650 m ü. NN (siehe Abb. 4). Die Fundschicht ist ein ca. 1 m mächtiger, dunkelgrauer, gering feinsandiger Mergel; *Polymesoda* und *Tympanotonus* sind makroskopisch erkennbar und zum größten Teil in einzelnen Lagen horizontal eingeregelt.

Pisces:

„genus Eleotridarum" *sectus* (Stinton, 1968) (Otolithen)
Dapalis (n.) sp. (Otolithen)
Pomatoschistus sp. (Otolithen)
Cyprinidae indet. (Lapilli)
Sparidae indet. (Zähne)

Mammalia:

Kleinsäuger (Zahnfragmente)

Begleitfauna: Foraminiferen, Bivalven, Gastropoden, Ostracoden, Vertebratenknochenbruch

4. Die Säugetier-Fundstellen in der Unteren Süßwassermolasse (Untere Bunte Molasse)

Gröben 4
(entspricht dem Fundpunkt B1–3/1 in Uhlig 1993: 87)

Die Fundstelle befindet sich im gleichen Wasserriß wie Gröben 3, ca. 500 m westsüdwestlich Gröben und ca. 550 m nördlich der Loisach, R 44 46 375, H 52 83 500, Blatt 8333 Murnau a. Staffelsee, ca. 710 m ü. NN (siehe Abb. 4). Bei der Fundschicht handelt es sich um einen ca. 0,5 m mächtigen, grauen, ocker gefleckten Mergel, der einen geringen Feinsandgehalt aufweist.

Mammalia:

Gliridae indet.
Kleinsäuger (Incisiven-Fragmente)

Begleitflora: *Chara*-Gyrogonite

Begleitfauna: Gastropoden, Ostracoden, Vertebratenknochenbruch

BSP: 1993 XVII 71

Gröben 6
(entspricht dem Fundpunkt A1–3/4 in Uhlig 1993: 63)

Die Fundstelle befindet sich etwa 17 m oberhalb der Hangendgrenze von Gröben 5, R 44 45 960, H 52 83 100 (siehe Abb. 4). Die Fundschicht ist ein ca. 1,5 m mächtiger, grauer, ocker gefleckter Mergel mit geringem Feinsandgehalt.

Mammalia:

Insectivora indet.
Rodentia indet.

Begleitfauna: Gastropoden, Ostracoden, „*Ophisaurus*"-Osteoderme, Vertebratenknochenbruch

Höhlmühle 1
(entspricht dem Fundpunkt D/1 in Uhlig 1993: 91)

Die Fundstelle befindet sich ca. 250 m südöstlich der Höhlmühle bei Habach an der Ostflanke eines Baches, R 44 46 550, H 52 86 000, Blatt 8233 Iffeldorf, ca. 690 m ü. NN (siehe Abb. 4). Bei der Fundschicht handelt es sich um einen ca. 0,5 m mächtigen, grauen, z. T. ocker gefleckten, feinsandigen Mergel.

Mammalia:

Gliravus cf. *tenuis* Bahlo, 1975
Kleinsäuger (Zahnfragmente, Incisivenfragmente)

Begleitfauna: Gastropoden (Operkula von *Pomatias antiquum*), Vertebratenknochenbruch

BSP: 1993 XVII 47

Höhlmühle 2
(entspricht dem Fundpunkt E/11 in Uhlig 1993: 63)

Die Fundstelle befindet sich in einem Bach ca. 1125 m südlich der Höhlmühle, R 44 46 350, H 52 85 025, Blatt 8233 Iffeldorf, ca. 715 m ü. NN (siehe Abb. 4). Die Fundschicht ist ein ca. 1 m mächtiger, grauer, ocker gefleckter Mergel mit einem geringen Feinsandgehalt. Er weist eine Laminierung im mm-Bereich auf und enthält einige Kohleschmitzen.

Mammalia:

Atavocricetodon cf. *atavus* (Misonne, 1957)
Kleinsäuger (Incisiven-Fragmente)

Begleitflora: Pflanzenhäcksel

BSP: 1993 XVII 51

5. Sind die Säugetierfunde in den brackischen Cyrenen-Schichten umgelagert?

Im Bearbeitungsgebiet ist der Gehalt an Säugetierresten in den Unteren Cyrenen-Schichten sehr differenziert. Die Fundstellen Gröben 5 und Mühleck 2 sind Brackwasserablagerungen mit *Polymesoda* und *Tympanotonus*. Die braun- bzw. dunkelgrauen Mergel können als ehemaliger Schlick eines wattenähnlichen Ablagerungsraumes in brandungs- und strömungsgeschützten Lagunen gedeutet werden (vergleiche Barthelt 1989: 23, 57). Säugetierreste sind hier nur sehr spärlich anzutreffen; zumeist handelt es sich lediglich um unbestimmbare Zahnbruchstücke, die von einem relativ weit entfernten Festland eingeschwemmt wurden.

Die mergeligen Ablagerungen der Fundstelle Pölten 1 führen eine kohlige Lage, die auf eine zumindest zeitweise Aussüßung hindeutet. Nach Reichenbacher (freundl. mündl. Mitteilg.) stammen die Otolithen dieses Fundpunktes von *Palaeolebias symmetricus* (Weiler, 1963) und *Dapalis* sp.. *P. symmetricus* ist bisher nur aus Süßwasserablagerungen bekannt (vgl. Reichenbacher & Philippe 1997: 418); Vertreter der Gattung *Dapalis* sind im Oligozän sowohl im lakustrinen als auch im brackischen Milieu zu finden (vgl. Reichenbacher 1996: 51). Die „*Ophisaurus*"-Osteoderme sowie die Kleinsäugerreste dürften von einem nahen Festland eingeschwemmt worden sein.

Gröben 2 lieferte bisher die größte Anzahl an Säugetierresten (11 Taxa, etwa 200 Zähne und Zahnbruchstücke, massenhaft Knochen und -bruch). Die Zähne und auch die Knochen sind sehr gut erhalten, sie zeigen kaum Abrollungs- oder Abschliffspuren. Aufgrund dessen kann der Transportweg dieser Säugetierreste auf keinen Fall sehr weit gewesen sein. Vermutlich wurden sie von einem sehr nahen Festland in einen kleinen See oder Teich eingeschwemmt. Bei den Otolithen dieser Fundschicht handelt es sich nach Reichenbacher (freundl. mündl. Mitteilg.) unter anderem um „genus Umbridarum" *crassus* (Weiler, 1963), eine Form, die nur im Süßwasser vorkommt.

In Gröben 3 sind die Säugetierzähne zahlreich, aber nicht so konzentriert wie in Gröben 2. Die Erhaltung der Zähne ist ebenfalls sehr gut. 1–1, 5 m unterhalb der Hangendgrenze sind *Chara*-Gyrogonite extrem häufig. Nach Bassler (freundl. mündl. Mitteilg.) handelt es sich dabei um *Rhabdochara praelangeri* Castel, 1967, *Sphaerochara ulmensis* (Straub, 1952) Grambast 1962 und *Nitellopsis* (*Tectochara*) *meriani* (Braun ex Unger, 1850) Grambast & Soulié-Märsche, 1972, halophobe Arten, die nur im Süßwasser oder allenfalls unter sehr geringen Salzgehalten leben können (vergleiche auch Reichenbacher & Schwarz 1997: 186). Die Säugetierreste und auch die „Ophisaurus"-Osteoderme wurden demzufolge vom nahen Festland in einen ruhigen See oder Teich eingeschwemmt.

Bei den Fundstellen Gröben 2 und 3 handelt es sich also um limnische Einschaltungen im Verzahnungsbereich von Cyrenen-Schichten und Unterer Süßwassermolasse. Die Säugetierreste dieser Fundstellen wurden im Anschluß an einen außerordentlich kurzen Transportweg in das Sediment eingebettet. Aufgrund dessen sind mit diesem Material stratigraphische Aussagen ebenso möglich wie mit den Säugetierzähnen aus der Süßwassermolasse.

6. Stratigraphische Position der Fundstellen

Nach Doben & Frank (1983: 22, Abb. 5) verläuft die Rupel-Chatt-Grenze im Ostteil der Murnauer Mulde wahrscheinlich in den Höheren Bausteinschichten. Diese Vermutung konnte die Verfasserin im Rahmen ihrer Diplomarbeit bestätigen. Die Höheren Bausteinschichten werden durch ein ca. 14 m mächtiges Mergelpaket in einen Unteren und Oberen Baustein getrennt (Doben & Frank 1983: 27 und Uhlig 1993: 26, 31, Abb. 10). In diesem Mergel fanden sich folgende Ostrakoden, die nach Oertli (1956: 114, 115) rupelisches Alter belegen: *Cytheridea* (*Cytheridea*) *ventricosa* Goerlich, 1953 und *Cytheridea* (*Eucytheridea*) *reticulata* Goerlich, 1953 (siehe Uhlig 1993: 28, 29). Andererseits fanden sich am Mühleck Operkula von *Pomatias antiquum* (Brongniart, 1823) etwa 20 m unterhalb der Hangendgrenze des Oberen Bausteins (siehe Uhlig 1993: 26, 28, Abb. 10). Dieser Gastropode gilt als Leitfossil für das Chatt (Wenz fide Zöbelein 1953: 128). Demnach dürfte die Rupel-Chatt-Grenze im Bearbeitungsgebiet im Oberen Baustein der Höheren Bausteinschichten verlaufen. In diesem Fall würden alle Säugetier-Fundpunkte im Südost-Teil der Murnauer Mulde oberoligozänes Alter besitzen.

Die Lokalität Mühleck 2 liegt nur etwa 10 m über dem Top der Bausteinschichten. Leider erbrachte sie keine stratigraphisch aussagekräftige Fauna. (Mühleck 1, von Müller 1985: 50 und Fahlbusch & Heissig 1987: Abb. 4 erwähnt, ist nicht wieder auffindbar).

Gröben 3 befindet sich ca. 22 m über dem Top der Bausteinschichten. Die Fundstelle erbrachte einen P4 von *Gliravus* cf. *tenuis* Bahlo, 1975. *G. tenuis* ist nach Bahlo (1975: 107) und Schmidt-Kittler (ed.) (1987: 31, Tab. 7) auf die Säugerzonen MP 24 und 25 beschränkt. Eine genauere Alterseinstufung ist auch mit den übrigen Säugerzähnen derzeit noch nicht möglich.

Pölten 1 liegt in etwa 30 m über dem Top der Bausteinschichten und ist demzufolge etwas jünger als Gröben 3 (vergleiche Abb. 3). Die Kleinsäugerreste sind nicht näher bestimmbar. Stratigraphische Aussagen sind jedoch mit *Palaeolebias symmetricus* möglich, ein Taxon, welches nach Reichenbacher (im Druck) sehr charakteristisch für die Otolithen-Zone OT-02 ist, die wiederum mit der Zone MP 24 der Säugetierstratigraphie korreliert werden kann.

Gröben 2 befindet sich ungefähr 35 m über dem Top der Bausteinschichten, ist demzufolge etwas jünger als Gröben 3 und Pölten 1. Stratigraphisch am aussagekräftigsten ist hier *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975 (Abb. 5 und 6). Das Zahnmaterial von Gröben 2 unterscheidet sich aufgrund folgender Merkmale von *B. heimersheimensis* von Heimersheim (MP 24):

– das Sinusid der unteren Molaren reicht weiter nach lingual

– das Synklinid IV an den unteren Molaren und die Synklinale I am P4–M3 sind kleiner

Diese Merkmale sind innerhalb der Gattung *Blainvillimys* als fortschrittliche Entwicklungstendenzen zu werten (Gad 1994: 19, 20). Für das Aufstellen einer neuen Art sind die bisherigen Funde unzureichend.

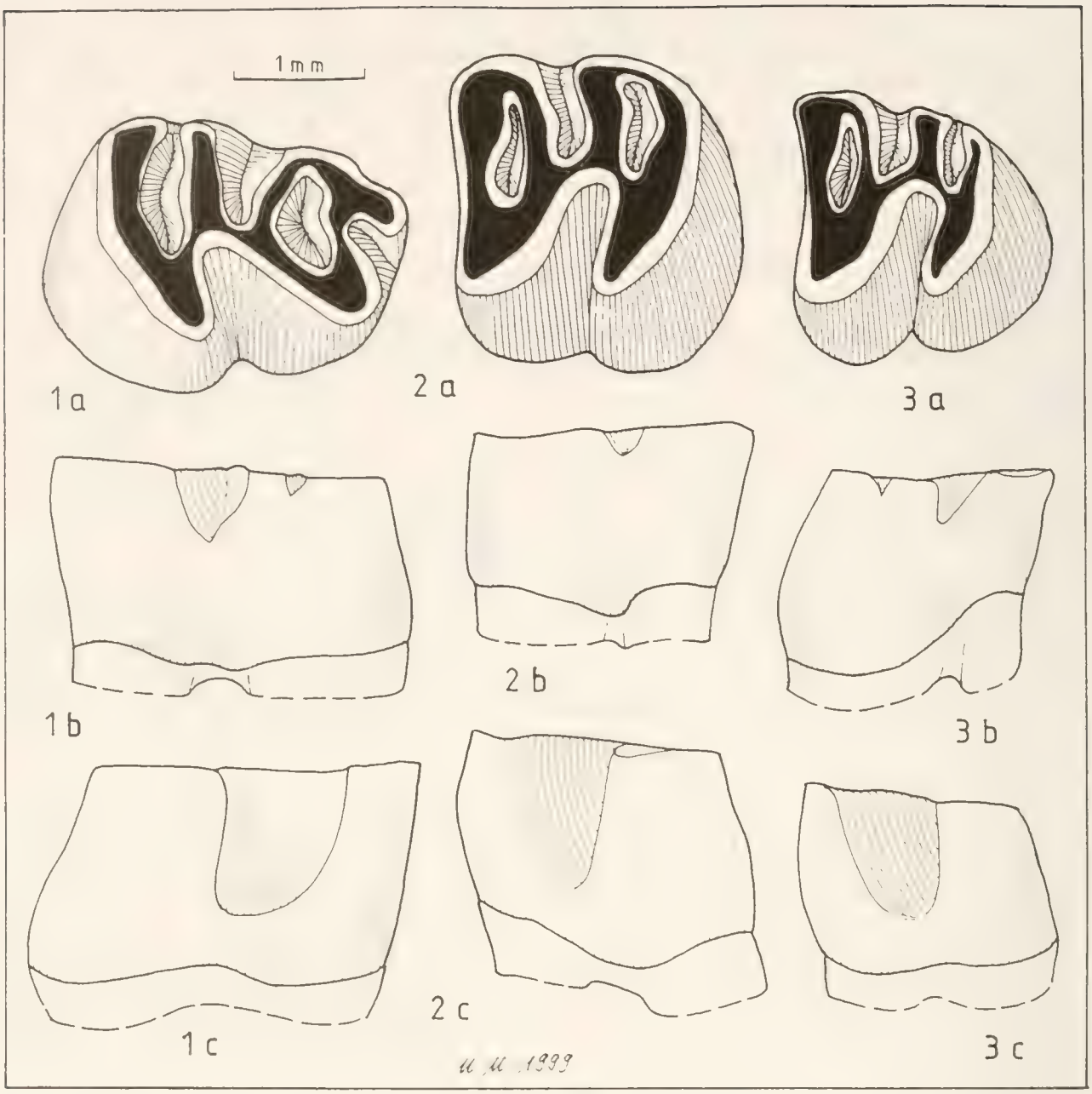


Abb. 5: *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* BAHLO, 1975 von Gröben 2; untere Zähne, zusammengesetzt; 1: 1993 XVII 46, p4, dext.; 2: 1993 XVII 73, m1/2, sin. 3: 1993 XVII 74, m3, sin.; (a: occlusal, b: lingual, c: labial)

Ein eigentümliches Merkmal der süddeutschen *Blainvillimys*-Linie ist die mitunter fast völlig fehlende Schmelzausdünnung an den Vorderflanken der Antiklinide und an den Hinterflanken der Antiklinalen (BAHLO 1975: 31, 33 und GAD 1992: 133). Nach VIANEY-LIAUD (1972: 300, 325) ist jedoch gerade diese Schmelzausdünnung eines der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zu der sehr ähnlichen Gattung *Theridomys*, die zeitlich und geographisch fast die gleiche Verbreitung wie *Blainvillimys* hat.

Eine fehlende Schmelzausdünnung ist am P4 und M1/2 von Gröben 2 zu beobachten (vergleiche Abb. 6). Diese Zahnpositionen von *B.* aff. *heimersheimensis* unterscheiden sich jedoch von denen der etwa gleichalten Art *Theridomys ludensis ludensis* VIANEY-LIAUD, 1985 von Habach 5 (BSP 1977 XXVI 1–14) durch folgende Merkmale:

– Der Umriß des P4 ist bei *T. l. ludensis* rautenförmig, bei *B. heimersheimensis* annähernd rechteckig.

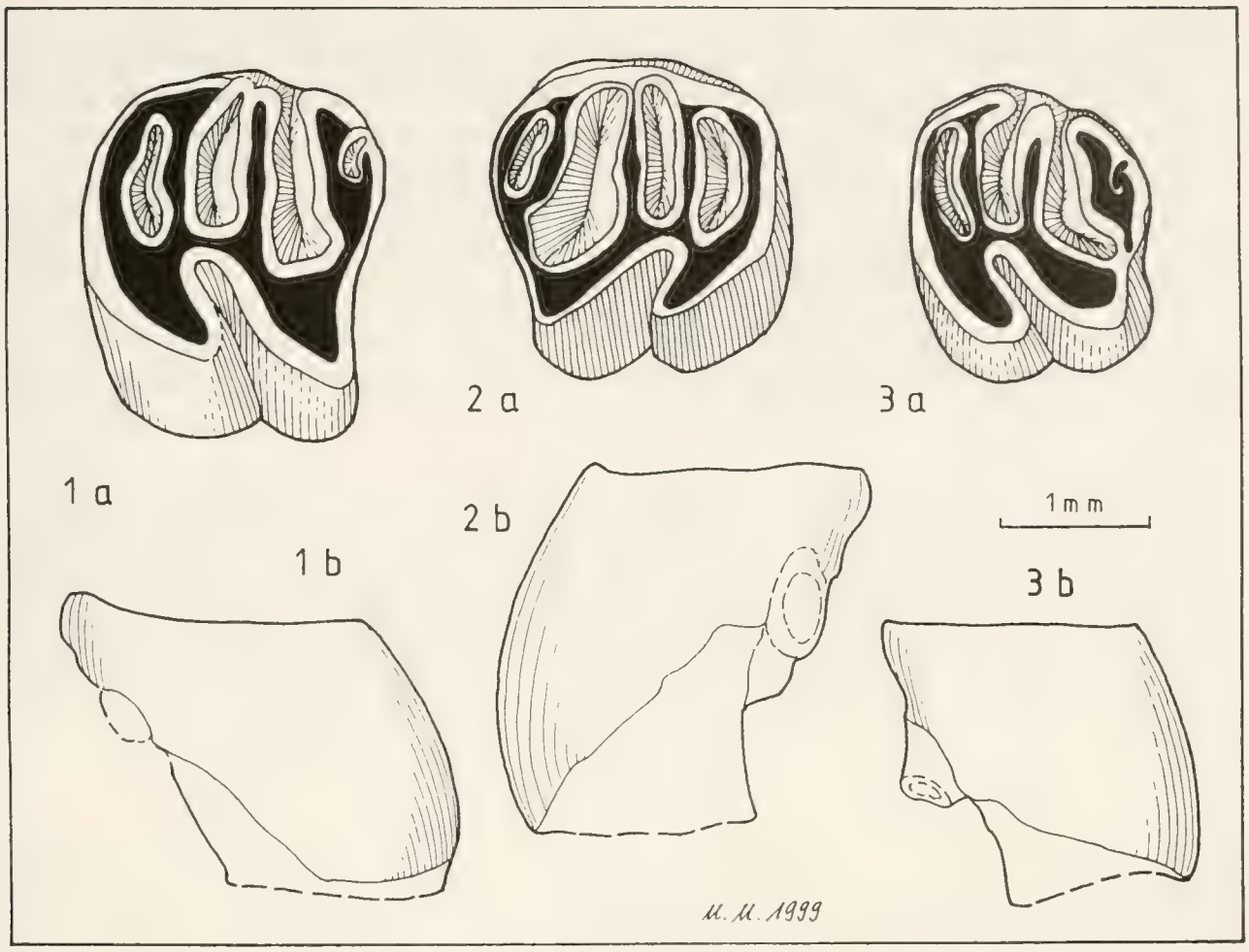


Abb. 6: *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975 von Gröben 2; obere Zähne, zusammengesetzt; 1: 1993 XVII 76, P4, sin.; 2: 1993 XVII 77, M1/2, dext.; 3: 1993 XVII 78, M3, sin. (a: occlusal, b: anterior)

– Die Synklinale IV ist am P4 von *T. l. ludensis* nicht entwickelt, bei *B. heimersheimensis* ist sie vorhanden.

– Am P4 und M1/2 von *T. l. ludensis* sind die Synklinalen I, II und III annähernd gleich lang, bei *B.* aff. *heimersheimensis* von Gröben 2 ist die Synklinale III am längsten.

Gröben 2 ist aufgrund der Funde von *B.* aff. *heimersheimensis* jünger als Heimersheim. Andererseits ist Gröben 2 eindeutig älter als Habach 5 (MP 25). Diese Fundstelle befindet sich im Nordost-Teil der Murnauer Mulde in der Unteren Süßwassermolasse, ca. 400 m über dem Top der Bausteinschichten (Göhlich 1992: 31 und freundl. mündl. Mitteilg.). Hier kommt *B.* aff. *heimersheimensis* nicht mehr vor, sondern *B. blainvillei* Gervais, 1848, eine Art, die von Gad (1994: 32) als westeuropäischer Einwanderer in der Zone MP 25 angesehen wird. Aufgrund dessen dürfte Gröben 2 im Übergangsbereich der Säuger-Einheiten MP 24 und 25 stehen (siehe Tab. 1).

Gad (1992: 137, Abb. 70) beschreibt insgesamt sieben isolierte Zähne von *B. heimersheimensis* von Gröben 1 und Murnau 1b–f. Gröben 1 konnte nicht wieder aufgefunden werden; vermutlich wurde diese Fundstelle zwischenzeitlich durch Hangrutsch verschüttet. Nach Fahlbusch (freundl. mündl. Mitteilg.) lag sie wohl zwischen Gröben 3 und 4.

Die Fundpunkte Murnau 1b–f liegen außerhalb des Bearbeitungsgebietes. Nach Heissig (freundl. mündl. Mitteilg.) befanden sie sich an einer Straßenböschung (heute verbaut) etwa 200 m östlich der Unfallklinik Murnau, in mergeligen Sedimenten der Unteren Süßwassermolasse, ca. 8–45 m über dem Top der Bausteinschichten.

Das Zahnmaterial von Murnau 1b–f wird von GAD (1994: 32, Tab. 4) als evoluierte Form von *B. heimersheimensis* bezeichnet. Seiner Meinung nach hat es die gleiche Entwicklungshöhe wie das Material von Burgmagerbein 2 (MP 25). Auch er beobachtete die Vergrößerung des Sinusids an den unteren Molaren. Aufgrund dessen stellte er Murnau 1b–f in die Zone MP 25 (1994: 34). Da jedoch gut datierte Fundstellen zwischen Heimersheim und Burgmagerbein 2 mit *B. heimersheimensis* fehlen, kann die Entwicklungsgeschwindigkeit von wichtigen Merkmalen bisher nur grob abgeschätzt werden. Meines Erachtens läßt sich das Alter von Murnau 1b–f nicht genauer als MP 24 / MP 25 (Übergangsbereich) angeben.

Die Fundstellen Gröben 4, 5 und 6 erbrachten keine biostratigraphisch aussagekräftigen Säugerzähne. Aufgrund ihrer lithostratigraphischen Lage sind sie jünger als Gröben 2 (vergleiche Abb. 3 und 4).

Die jüngsten Säugetierfundstellen im Bearbeitungsgebiet sind Höhlmühle 1 und 2. Funde von Operkula des Landgastropoden *Pomatias antiquum* BRONGNIART, 1823 (Höhlmühle 1) weisen auf oberoligozänes Alter hin (vergleiche UHLIG 1993: 91). In der Fundstelle Höhlmühle 2 tritt *Atavocricetodon* cf. *atavus* (MISONNE, 1957) auf, eine Form, die nach DIENEMANN (1987: 148, Abb. 52) von MP 21 bis MP 27 vorkommt. Aus der Fundstelle Höhlmühle 1 stammt ein m2 von *Gliravus* cf. *tenuis* BAHLO, 1975. Dieser Gliride kommt zwar sowohl in der Zone MP 24 als auch in der Zone MP 25 vor. Ein MP 24-Alter läßt sich jedoch sicher ausschließen, da beide Fundstellen an der Höhlmühle deutlich über dem Niveau von Habach 5 liegen.

Tab.1: Stratigraphische Position der Säugetier-Fundstellen im Ostteil der Murnauer Mulde

internat. Stufen A	Säugerzonen und Referenzlokalitäten B	Säugetier-Fundstellen im Ostteil der Murnauer Mulde	*Blainvillimys*-Arten
		Höhlmühle 1 und 2	
	MP 25 (Garouillas)	Habach 4 und 5	*B. blainvillei* (GERVAIS, 1848)
Chatt		Gröben 4, 5 und 6	
	- - - - - - ? - - - - - -	Gröben 2	*B.* aff. *heimersheimensis* BAHLO, 1975
		Pölten 1	
		Gröben 3	
	MP 24 (Heimersheim)	Mühleck 2	
- - - ? - - -			
Rupel			

A: BERGGREN et al. (1995: 141, Abb. 3) B: SCHMIDT-KITTLER (ed.) (1987: Tab. 1, 2)

7. Ergebnisse

Die vorliegende Arbeit beschreibt erstmals kleinsäugerführende Schichten in den brackischen Unteren Cyrenen-Schichten Oberbayerns. Einige dieser Fundstellen führen neben den Säugetierresten auch Otolithen. Solch ein gemeinsames Vorkommen war bisher aus der subalpinen Molasse Oberbayerns völlig unbekannt.

Kleinsäugerfunde aus den Cyrenen-Schichten können allochthon sein. Dies sollte von Fall zu Fall anhand des Erhaltungszustandes der Säugerreste und des Paläomilieus überprüft

werden. Die Fundschichten Gröben 2 und 3 befinden sich zwar in den Unteren Cyrenen-Schichten, sie stellen jedoch limnische Einschaltungen dar. Die Säugerreste wurden nach einem vermutlich sehr kurzen Transportweg in das Sediment eingebettet. Aufgrund dessen erlauben sie ebenso stratigraphische Aussagen wie die Säugerzähne aus der Süßwassermolasse.

Die Rupel-Chatt-Grenze verläuft im Ostteil der Murnauer Mulde höchstwahrscheinlich im Oberen Baustein der Höheren Bausteinschichten. Pölten 1, eine Lokalität, deren Altersstellung aufgrund der Otolithen-Funde von *Palaeolebias symmetricus* (Weiler, 1963) in dieser Arbeit mit MP 24 angegeben wird, liegt in etwa 30 Meter über dem Top der Bausteinschichten. Die nur wenig jüngere Fundstelle Gröben 2 wurde aufgrund der Funde von *Blainvillimys* aff. *heimersheimensis* Bahlo, 1975 in den Übergangsbereich MP 24 / 25 gestellt. Aufgrund dessen dürfte sich die Rupel-Chatt-Grenze in der Zone MP 24 befinden (vgl. dazu Mödden et al., im Druck).

Die vorliegende Arbeit ist der Ausgangspunkt für eine weitere und intensive Erforschung der Kleinsäugerfauna der oberbayerischen Cyrenen-Schichten. Gleichzeitig zu diesem Projekt laufen Untersuchungen zu den Otolithen der Unteren Brackwassermolasse (vergleiche auch Reichenbacher & Schwarz, 1997). Aufgrund des gemeinsamen Vorgehens werden neue Aspekte der Verknüpfung von kontinentaler und brackisch-mariner Stratigraphie im Oberoligozän der Paratethys erwartet.

8. Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. V. Fahlbusch (Institut für Paläontologie und historische Geologie, München) sehr herzlich bedanken. Er betreute mich während meiner Diplomarbeit, gab mir wertvolle Ratschläge zur Bestimmung von Cricetiden sowie Gliriden und sah das Manuskript durch. Wichtige Tips erhielt ich auch von Frau PD Dr. B. Reichenbacher (Geologisches Institut der Universität Karlsruhe) und von Herrn Prof. Dr. K. Heißig (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München). Die Fisch-Otolithen und -Zähne bestimmte Frau PD Dr. B. Reichenbacher, die Characeen-Gyrogonite Frau Dipl.-Geol. B. Bassler (Institut für Paläontologie und historische Geologie, München). Bedanken möchte ich mich auch bei der Frauenbeauftragten der Universität München, Frau Dr. E. Ziegler, für die Gewährung eines Post-doc-Stipendiums im Rahmen des dritten Hochschulsonderprogramms. Ein liebes Dankeschön geht außerdem an meinen Mann, Jens Uhlig, der mir bei den Geländearbeiten eine große Hilfe war.

9. Literatur

Bahlo, E. (1975): Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey (Rheinhessen, Westdeutschland) aus dem Grenzbereich Mittel/Oberoligozän und ihre stratigraphische Stellung. – Abh. hess. L.-Amt f. Bodenforsch., **72**: 1–182, 43 Abb., 11 Tab.; Wiesbaden.

Barthelt, D. (1989): Faziesanalyse und Untersuchung der Sedimentationsmechanismen in der Unteren Brackwasser-Molasse Oberbayerns. – Münchner Geowiss. Abh. (A), **17**: 1–118, 14 Abb., 13 Tab., 14 Taf.; München.

Berggren, W. A. et al. (1995): A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. – SEPM Spec. Publ., **54**: 129–212, 25 Abb.; 17 Tab.; Oklahoma.

Dienemann, A. (1987): Die Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. – nat. Kl., N. F., **165**: 1–158, 52 Abb., 13 Tab., 6 Taf.; München.

Doben, K. & Frank, H. (1983): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern, Blatt Murnau (8333) 1: 25 000, 151 S., 18 Abb.; Bayerisches Geologisches Landesamt, München.

Fahlbusch, V. & Heissig K. (1987): Rodents at the Oligocene/Miocene boundary near Rottenbuch (Southern Bavaria). – Münchner Geowiss. Abh. (A), **10**: 85–92, 4 Abb.; München.

Gad, J. (1992): Biometrische Untersuchungen zur Evolution von *Theridomys* und *Blainvillimys* (Rodentia, Theridomorpha) des europäischen Alttertiärs mit Hilfe graphischer Datenverarbeitung. – Mainzer geowiss. Mitt., **21**: 71–144, 80 Abb., 10 Tab.; Mainz.

Gad, J. (1994): Biometrische Untersuchungen zur Evolution von *Theridomys* und *Blainvillimys* (Rodentia, Theridomorpha) des europäischen Alttertiärs mit Hilfe graphischer Datenverarbeitung (Phylogenese, Stratigraphie, Funktionsmorphologie, Paläoökologie, Paläobiogeographie). – Mainzer geowiss. Mitt., **23**: 7–38, 14 Abb., 4 Tab.; Mainz.

Geissler, P. (1975): Räumliche Veränderung und Zusammensetzung der Flöze in den Kohlenbergwerken Hausham und Penzberg. – Geol. Bavar., **73**: 61–106, 12 Abb., 2 Beil.; München.

Göhlich, U. (1992): Geologisch-paläontologische Untersuchungen im Nordost-Teil der Murnauer Mulde. – Unveröff. Dipl.-Arb., Univ. München: 1–103, 38 Abb., 4 Taf.; München.

Lemcke, K. (1973): Zur nachpermischen Geschichte des nördlichen Alpenvorlandes. – Geol. Bavar., **69**: 5–48, 11 Abb., 2 Beil.; München.

Lemcke, K. (1988): Geologie von Bayern I. - Das bayerische Alpenvorland vor der Eiszeit: 1–175, 71 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.

Misonne, X. (1957): Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. I – Rongeurs et Ongulés. - Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, **33** (51): 1–16, 2 Taf.; Brüssel.

Mödden, C., Schäfer, P., Reichenbacher, B., Schwarz, J. & Kadolsky, D. (im Druck): Säugetiere, Fisch-Otolithen, Ostracoden, Mollusken und Charophyten aus den Süßwasser-Schichten (Oligozän) von Wolfsheim im Mainzer Becken. – Paläont. Z.; Stuttgart.

Müller, D. (1985): Biostratigraphische Untersuchungen in der subalpinen Unteren Süßwassermolasse zwischen Inn und Lech anhand von Ostracoden. – Paläontographica, A, **187**: 1–57, 3 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.

Oertli H. J. (1956): Ostrakoden aus der oligozänen und miozänen Molasse der Schweiz – Diss. Universität Bern: 1–119, 15 Abb., 16 Taf.; Basel.

Reichenbacher, B. (1996): Biostratigraphie aufgrund von Fisch-Otolithen im Ober-Oligozän und Unter-Miozän des Molassebeckens der West-Schweiz und Haute-Savoie und des Mainzer Beckens. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **202** (1): 45–61, 3 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

Reichenbacher, B. (im Druck): Preliminary otolith-zonation in continental Tertiary deposits of the Paratethys and adjacent areas. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh.; Stuttgart.

Reichenbacher, B. & Philippe, M. (1997): Les otolithes de Téléostéens oligocènes du bassin d'Apt (Vaucluse, France). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **203** (3): 391–423; Stuttgart.

Reichenbacher, B. & Schwarz, J. (1997): Charophyten und Otolithen aus den Cyrenen-Schichten des nördlichen Alpenvorlandes. – Paläont. Z., **71** (3/4): 173–188, 58 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

Schmidt-Kittler, N. (ed.) (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, Feb. 18th–21th 1987, Münchner Geowiss. Abh. (A), **10**: 1–312, 111 Abb., 32 Tab., 13 Taf.; München.

Uhlig, U. (1993): Geologische und paläontologische Untersuchungen im Südost-Teil der Murnauer Mulde nördlich Kleinweil (Obb.). – Unveröff. Dipl.- Arb., Univ. München: 1–100, 29 Abb., 3 Taf.; München.

Vianey-Liaud, M. (1972): L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. – Bull. Mus. nat. Hist. natur., (3), **98**, Sci. Terre 18: 295–372, 27 Abb., 5 Tab., 4 Taf.; Paris.

Vianey-Liaud, M. (1985): Nouvelle quantification de l'hypsodontie chez les Theridomyidae: L'exemple de *Theridomys ludensis* nov. sp. – Palaeovertebrata, **15** (3): 159–172, 6 Abb., 5 Tab.; Montpellier.

Zöbelein, H. K. (1953): Zur Altersdeutung der Cyrenenschichten in der subalpinen Molasse Oberbayerns. – Geol. Bavar., **17**: 113–134, 2 Abb.; München.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	165–202	München, 15. 12. 1999

Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey

Dimitris S. Kostopoulos & Sevket Sen *)

With 23 figures and 4 tables

Kurzfassung

Die pliozänen Wirbeltierreste von Sarikol Tepe in der Türkei werden hier untersucht. Die beschriebene Säugertierfauna umfasst zehn Taxa: *Borsodia* sp., *Eucyon* cf. *odessanus*, *Pliocrocuta perrieri arambourgi*, *Homotherium* sp., *Equus stenonis*, *Paracamelus* cf. *alutensis*, cf. *Pliotragus*, *Gazellospira* cf. *torticornis*, *Gazella* sp. und Bovidae indet. und kann in das oberste Pliozän (Villafranchium, MN 17) eingestuft werden. Die „crocutoide" Hyäne von Sarikol Tepe lässt Unterschiede von der typischen *P. perrieri* erkennen und wird zu einer Unterart dieser Spezies erklärt. Der Fundkomplex besteht sowohl aus west-europäischen als auch nordwest-asiatischen Faunenelementen.

Abstract

For the first time a late Pliocene (Villafranchian) fauna is described from Turkey. It contains nine species of large mammals and one rodent: *Borsodia* sp., *Eucyon* cf. *odessanus*, *Pliocrocuta perrieri arambourgi*, *Homotherium* sp., *Equus stenonis*, *Paracamelus* cf. *alutensis*, cf. *Pliotragus*, *Gazellospira* cf. *torticornis*, *Gazella* sp. and Bovidae indet. were determined. The comparison of the "crocutoid" hyaena showed that it differs from the typical *P. perrieri* and its subspecific status is maintained. The faunal assemblage, dated to MN 17, presents similarities with both western European and north-western Asiatic faunas.

1. Introduction

The Sarikol Tepe locality is situated 5.0 km northwest of Kazan town and 2.0 km north of Yassiören village, near the top of a small hill, so-called (Fig. 1). First mammalian remains from this locality were collected by F. Ozansoy in early 1950s. He later reported from there a short faunal list and described *Equus stenonis* and *„Hyaena arambourgi* n. sp." (Ozansoy 1965). In July 1972, a French-Turkish team (E. Heintz, L. Ginsburg, M. Gürbüz and S. Sen) excavated this locality, during one week and collected the materiel described in this paper.

*) Adresses of the authors: D.S. Kostopoulos, Department of Geology, Aristotle University of Thessaloniki, 54006 Thessaloniki, Greece; S. Sen, Laboratory of Paleontology of the National Museum of Natural History, UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.

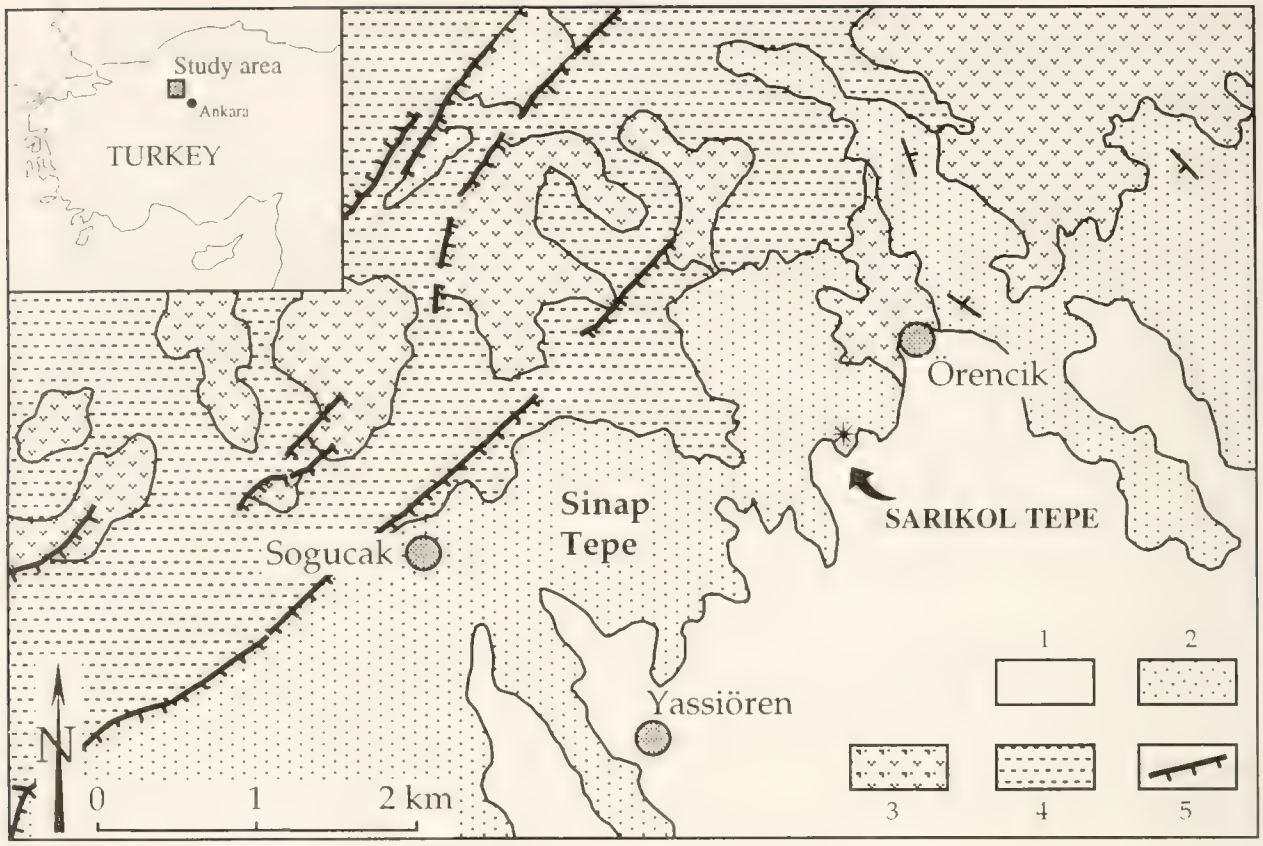


Fig. 1: Geological map of the Sinap area, indicating the location of Sarikol Tepe mammal locality (after ÖNGÜR 1976, modified). 1= Quaternary alluvions; 2= Sinap Tepe Formation; 3= Andesitic rocks of the Galatean Complex; 4= Pazar Formation; 5= Fault.

The stratigraphy of Neogene deposits in the Kazan area was established with some controversies by OZANSOY (1965), ÖNGÜR (1976), SEN (1991) and KAPPELMAN et al. (1996). OZANSOY named the fluvio-lacustrine deposits overlying the southern edge of the Galatean volcanic massif as Sinap Formation, with three members, lower, middle and upper Sinap series. The Sarikol Tepe mammal locality is within the last unit. Field observations showed that this unit recovers the Middle Sinap member on an erosional unconformity. In fact, there is an important time gap between the middle and upper Sinap members: the former yielded only Vallesian mammal faunas, while the latter is dated here as latest Pliocene. The upper Sinap unit is apparently a terrassic deposit probably due to the neighbouring river Ova Çayi (Fig.1).

The upper Sinap unit starts at the base with a thick boulder conglomerate (>10 m); it is recovered in some areas, such as at Sarikol Tepe, by sands and sandy marls including reworked tuffs. The matrix in the fossil locality is a sandy marl with root marks.

Bones are poorly fossilized and bear abundant root marks. They are scattered in the fossiliferous horizon and generally broken. They were apparently not carried much since angles of bones and teeth are still fresh. Most of the specimens belong to large mammals. A few rodent teeth were also collected by washing-screening about 100 kg of sediment. However, the sediments of this locality are too coarse to be suitable to an intensive collecting of small mammals.

To the northwest of Kazan town, the lower and middle members of Sinap Formation yielded rich middle and late Miocene mammal faunas (OZANSOY 1965; SEN 1991; KAPPELMAN et al. 1996). The unique Pliocene locality of the area is Çalta (early MN15; SEN 1998) at some 10 km west to Sarikol Tepe.

In Turkey late Pliocene and early Pleistocene mammal faunas are still poorly known. If from different areas of the country, Plio-Pleistocene small mammalian faunas were described during

1990s, the occurrence of large mammals is mentioned in a few faunal lists given by SICKENBERG et al. (1975). Thus, the Sarikol Tepe fauna is the first Villafranchian faunal assemblage ever described from Turkey. As it will be shown below, its composition is new for mammalian evolution in Turkey and even for the whole Aegean area. Its stratigraphic and biogeographic interest should also be emphasized: its divers elements are clearly related with European and northwestern Asiatic faunas.

The fossil material is stored in the collections of MTA in Ankara.

Abbreviations used in the text:

MNHN: Museum national d' Histoire naturelle, Paris

L: length; W: width; ant: anterior lobe; post: posterior lobe; trig: trigonid; tal: talonid; art: articulation; aprx= approximatively. All the measurements are in mm.

2. Systematic Paleontology

Family Arvicolidae GRAY 1821

Genus *Borsodia* JANOSSY & VAN DER MEULEN 1975

Borsodia sp.
(Fig. 2)

Material: 1 M1 dext. (L=2.37, W=1.37), 2 M2 dext. (L=1.82, W=1.28 and L=1.85, W=1.25), 1 M2 sin (L=1.78, W=1.23), 1 M3 sin (L=1.48, W=0.97), 1 m1 sin (L=2.60, W=1.07) and 1 m2 dext (L=1.87, W=1.09). SGT-73-78.

Description and comparison:

These seven specimens are tentatively attributed to a single species of *Borsodia* because of they match in size and dental pattern. Molars are strongly rooted and their reentrant angles are cementless. The enamel band thickness is rather undifferentiated, except in the m1 anteroconid and the posterior part of M3 where it is thinner.

Upper molars are two rooted; however, M1 has a large anterior root with two cavities and a deep lingual groove indicating the recent confluence of the anterior and lingual roots. The enamel tracks are low. Enamel free areas are observed on the anterolingual part of M1, on the posterior edge of M1 and M2, and on the anterolabial angle of M2 and M3. The reentrant angles of m1 and M2 are narrow and strongly curved backward. This character is not observed in *Mimomys* MAJOR 1902 which has wide and shallower reentrant angles, and they are not strongly curved backward as in the Sarikol Tepe specimens. The same characters also differentiate the Sarikol Tepe specimens from *Cseria* KRETZOI 1959, which is considered as a genus derived from *Mimomys* or included in this as a subgenus.

The unique M3 has no enamel island. The labial reentrant angle is wide and transverse. The anterolingual reentrant angle is short and wide. This specimen differs from all *Mimomys* and *Cseria* by its short anterolingual reentrant angle which is as deep as the posterolingual angle in these genera.

The unique m1 is quite worn. The *Mimomys*-fold is present, but its anterior triangle is tenuous. The anteroconid is short, and its labial wall lacks the enamel band. The enamel band is also lacking on the labial corner of the posterolophid. The dentine tracks are low, except on the labial side of the anteroconid. The HH index of RABEDER (1981) cannot be measured because of the advanced wear (Fig. 2).

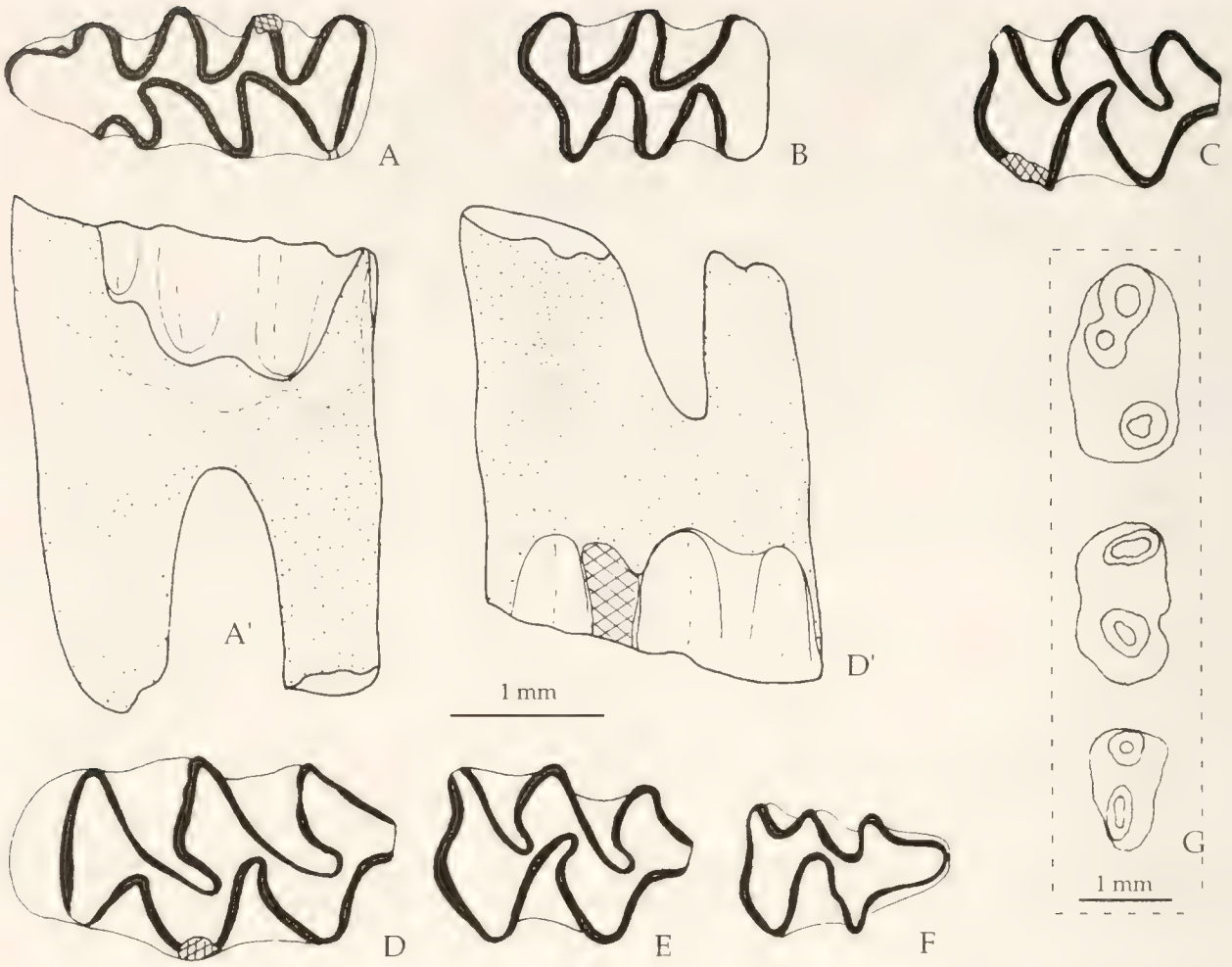


Fig. 2: *Borsodia* sp. from Sarikol Tepe, Turkey. A: m1; A': m1, labial view; B: m2; C and E: M2; D: M1; D': M1, lingual view; F: M3; G: root view of M1, M2 and M3.

Differences between *Borsodia* and other contemporary arvicolids have been sort out by TESAKOV (1993). More than 20 species were referred to this genus, although many of them are apparently synonymous. The geographic distribution of *Borsodia* covers large areas from China and Mongolia to central Europe and England, along the late Pliocene steppe belt of Eurasia. Stratigraphic distribution of this genus is during the Villanyian and early Biharian (approximately between 3.0 and 1.5 Ma).

In the evolutionary process of this genus, TESAKOV (1993) identified three "stages of dental evolution". The oldest and primitive forms are known from the early Villanyian of northeastern Europe: *B. steklovi* (ZAZHIGIN 1980) and *B. novoasovica* (TOPACHEVSKI and SKORIK 1977). In this group, m1 has asymmetric anteroconid, posteriorly situated *Mimomys*-fold and a deep islet fold in front of this structure. M3 has an anterior islet or a deep anterolabial fold. In these species, the dentine tracks are very low.

The second stage, so-called "intermediate stage", is better represented by *B. praehungarica* (SCHEVSCHENKO 1965) to which also included the three new species described by RABEDER (1981) from the late Villanyian of Austria. In this group, the *Mimomys*-fold is shifted anteriorly, the anteroconid is symmetrical in shape, the third labial angle became tenuous on m1, and on M3 the anterolabial fold is shallow and the posterior loph is elongated. The dentine tracks are higher than in the first group. The characters of the Sarikol Tepe specimens fit with that of the "intermediate stage".

In the representatives of the third stage, there is a notable hypsodonty increase, appearance of cement in reentrant angles (*B. fejervaryi*), loss (*B. hungarica*) or strengthening (*B. arankoides*)

of the *Mimomys*- fold, and even the loss of roots (*B. arankoides*). Dentine tracks are very high and thus the enamel breaks on the attrition surface are important. TESAKOV (1993) recognized two lineages in this group according to the evolutionary trend of some dental structures.

Borsodia is considered as a characteristic element of steppe habitats. In Turkey, *Borsodia* sp. was recorded in two late Villanyian localities, Çatakli and Pekecik, by ÜNAY & de BRUIJN (1998). The Sarikol Tepe specimens are very similar in size and morphology to that of these localities. The few specimens from Sarikol Tepe and the advanced state of attrition in diagnostic teeth do not allow their species determination.

Family Canidae GRAY 1821

Genus *Eucyon* TEDFORD & QIU 1996

Eucyon cf. *odessanus* (ODINZOW 1967)
(Fig. 3)

Synonym: 1991. Canidae indet., SEN, p. 251.

M a t e r i a l : part of right mandibular ramus with m1-m2, SGT-59 (m1: L=17.5, W=6.5, Ltrig=11.6; m2: L=7.1, W=5.0; height of mandibular ramus between m1-m2= 18mm).

Description and comparison:

The single specimen indicates a medium sized canid with alopecoid teeth morphology. The mandibular ramus is rather low and slim. Only the carnassial, the m2 and the root of m3 are preserved. The m1 is elongated with reduced talonid. The paraconid is well separated from the protoconid in lingual view. The protoconid is high and massive. The metaconid is quite strong. Both hypoconid and entoconid are worn. Nevertheless, the former seems to be significantly stronger than the second one. There is not any crest connecting them and therefore, a single valley is present in the talonid. The cingulum, as well as an antero-entoconid are missing. The m2 is very reduced, oval shaped with a weak mesio-labial cingulum. The protoconid and paraconid are well developed, with the second one stronger. The hypoconid is elongated and low, while the entoconid seems to be missing (although both may be fused in a single cuspid wich occupies the disto-labial angle of the tooth) (Fig. 3).

Clearly larger than *Vulpes* (larger teeth dimensions, deeper mandibular ramus) and markedly smaller than *Canis* (Fig. 4), the Sarikol Tepe canid certainly approaches the medium sized representatives of this family with alopecoid teeth morphology, such as *Nyctereutes* and

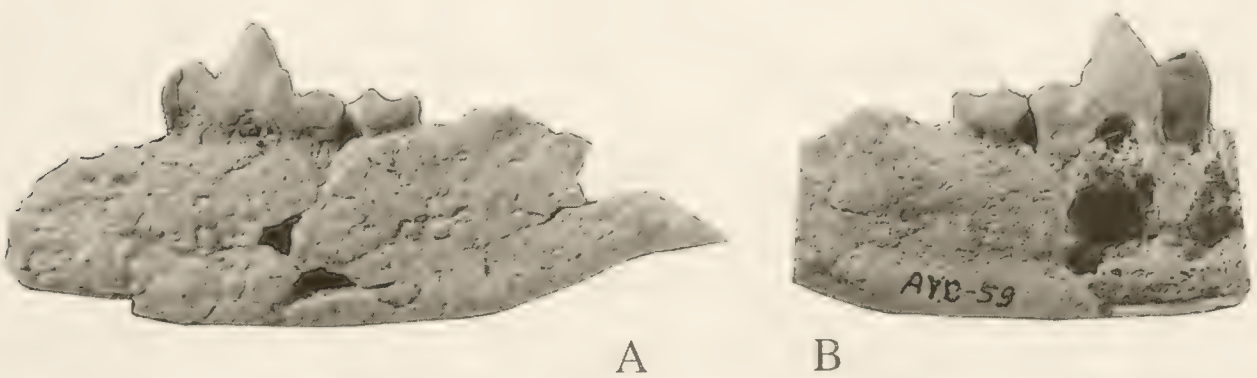


Fig. 3: *Eucyon* cf. *odessanus*, Sarikol Tepe, Turkey. Mandible, SGT-59, A: lingual view, B: labial view. Natural Size.

Eucyon. It is differentiated from *Nyctereutes* by the smaller m2 comparatively to m1 (Fig. 4), as well as by the talonid structure. The original comparison of the Sarikol Tepe specimen with the mandible of *N. megamastoides* from Perrier (coll. Bravard, MNHN Paris) shows that the latter species is characterized by a more developed talonid on m1, divided in two distinct valleys because of the presence of a crest between the hypoconid and entoconid. Moreover the m2 of *N. megamastoides* possesses a well developed hypoconid and entoconid.

Tedford & Qiu (1996) include in the new genus *Eucyon*, an important number of Plio-Pleistocene canids, previously referred to *Vulpes*, *Nyctereutes* or *Canis* (Tedford & Qiu 1996, Rook 1993). The type species of this genus is *Eucyon davisi* (= *Canis davisi* Merriam 1911) from N. America. The lower toothrow of *Eucyon* is characterized by the absence of a crest

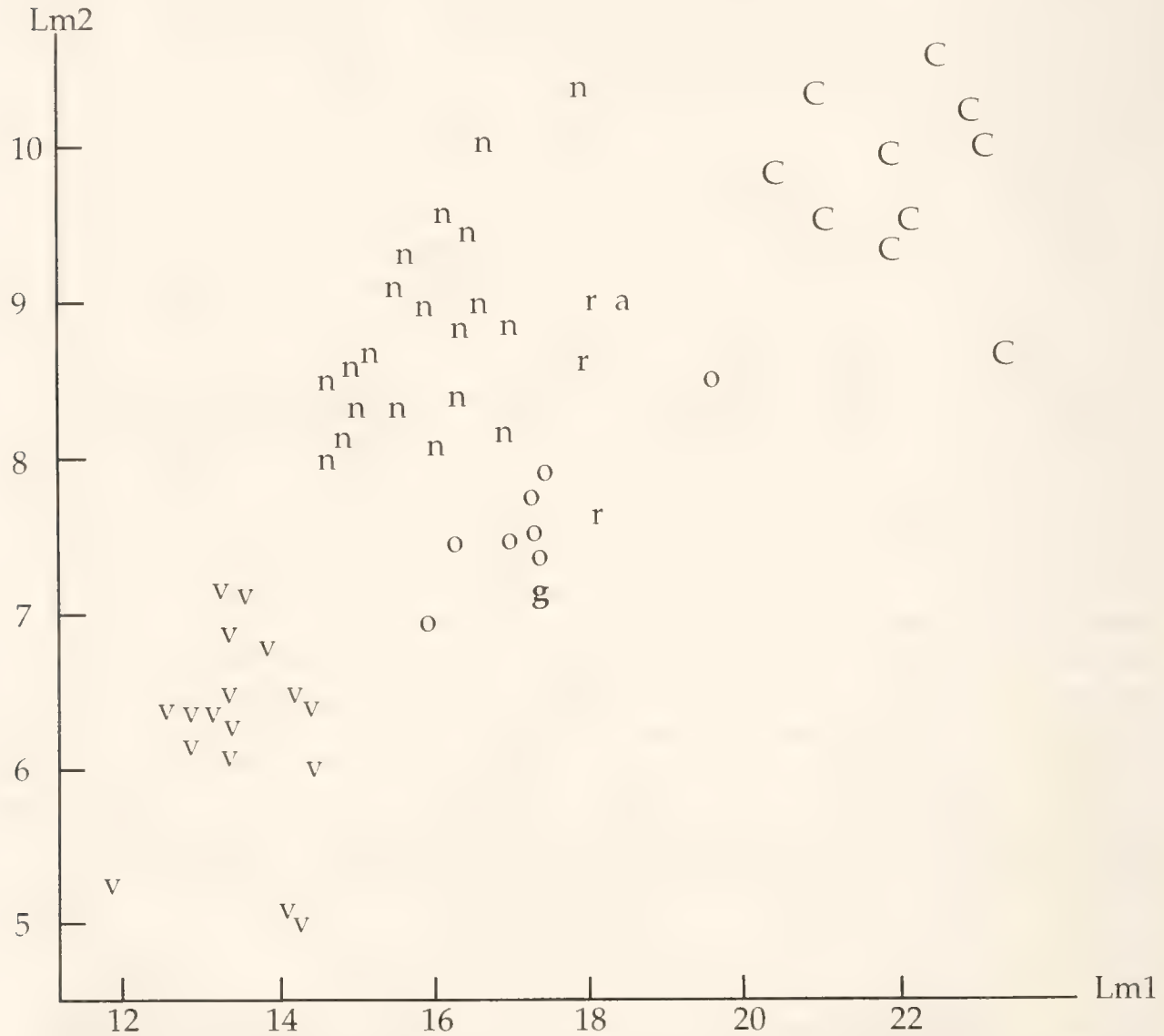


Fig. 4: Scatter diagram, comparing the teeth proportions of several Plio-Pleistocene canids (data from Bonifay 1971; Adrover et al. 1976; Soria & Aguirre 1976; Kurten & Crusafont-Pairo 1977; Koufos 1992; 1993; Rook 1993, Ginsburg 1998).

g = *Eucyon* cf. *odessanus* from Sarikol Tepe Turkey
o = *Eucyon odessanus* from Odessa Catacombs, Ukraine
r = *Eucyon zhui* and *E. minor* from China
a = *Eucyon adoxus* from Perpignan, France
v = *Vulpes*
n = *Nyctereutes*
C = *Canis etruscus* and *C. arnensis*

between the hypoconid and the entoconid, as well as by the presence of a second posterior cuspid in p4 (Tedford & Qiu 1996). The morphology of the studied m1 clearly reminds that of *Eucyon*. As regards the m2 dimensions (Fig. 5), it appears that *Eucyon* has an intermediate position between *Vulpes* and *Nyctereutes*. Moreover, the relative length of m2 compared to m1 is significantly shorter in *Eucyon* (Fig. 4). In both diagrams (Figs. 4, 5) the Sarikol Tepe specimen is placed among the representatives of *Eucyon*, near the Odessa form. According to the description of *E. odessanus* (=*Vulpes odessana* Odinzow 1967) given by Rook (1993) the species is characterized by a low and slim mandibular ramus, reduced m2 with weak lingual cingulum and well developed talonid on m1, bearing no crest between hypoconid and entoconid. These features are very similar with those of the Sarikol Tepe canid, in which, however the lingual cingulum and the entoconid of m1 are nearly absent (Fig. 4, 5).

The metrical comparison of the Sarikol Tepe specimen with several species referred to *Eucyon* (Fig. 7) shows a proportional similarity between the studied form and *E. odessanus*, while *E. zhui* and *E. minor* are significantly larger. Tedford & Qiu (1996) note that the taxonomic status of *E. odessanus* is not so clear and it could be a synonym of *E. davisi*. This species has been recently re-described from the locality of Alatini (N. Greece; Sickenberg 1972, Koufos 1998). Although morphologicaly similar, the Alatini form is proportionally different, especially as concerns the m2 dimensions (Fig. 6). Since a recent study of the *E. odessanus* type material is not yet done, we prefer to considere it as a valid name and we refer the Sarikol Tepe specimen to *Eucyon* cf. *odessanus* (Fig. 6, 7).

Family Hyaenidae Gray 1869

Genus *Pliocrocuta* Kretzoi 1938

Pliocrocuta perrieri (Croizet & Jobert 1828)

Pliocrocuta perrieri arambourgi (Ozansoy 1965)
(Fig. 8)

Synonyms: 1965.*Hyaena arambourgi* Ozansoy, pp. 40-41, Pl. IV, figs. 2,3.
1980.*Pachycrocuta perrieri*, Howell & Petter, p. 599.
1991.*Pliocrocuta perrieri*, Werdelin & Solounias, p. 41.

Lectotype: part of left mandibular ramus with p2-m1, SGT-63 (p2: L=16.4, W=10.9; p3: L=21.3, W=16.4; p4: L=23.5, W=14.8; m1: L=24.6, W=12.2, Ltrigonid=20.3). (Fig. 8-3A,B).

Other specimens: C superior, SGT-61 (L=18.5, W=14.5); P3 dex, SGT-62 (L=24.6, W=14.3); P4 dex - cast, SGT-68 (L=35.6, W=20.5, Lmetacone=13.4); dp3, SGT-64; dp4, SGT-52 (L=20++, W=6.9); part of a right mandibular ramus with c-m1, SGT-79 (canine: L=17.1, W=13.5; p2: L=16.1, W=10.8; p3: L=20.0, W=14.2; p4: L=22.2, W=13.8; m1: L=24.3, W=12.1, Ltrig.=20.2).

Differential diagnosis: Subspecies of *Pliohyaena perrieri* which differs from the typical one by the weaker anterior accessory cusp(id) on P3, p2, p3, the stronger posterior accessory cuspid set close to the base of the main one on p2, p3, the narrower P3 and wider p3, the more reduced talonid on m1 and the anteriorly less extended pterygoid fossae of the mandible.

Description:

In 1965 Ozansoy described a new hyaenid species from the so-called "Sinap Supérieur" locality at Yassiören, Turkey. The material referred by Ozansoy (1965: 40-41, pl.VI, figs 2,3) includes a mandible, an upper toothrow and some isolated teeth; it has never been described

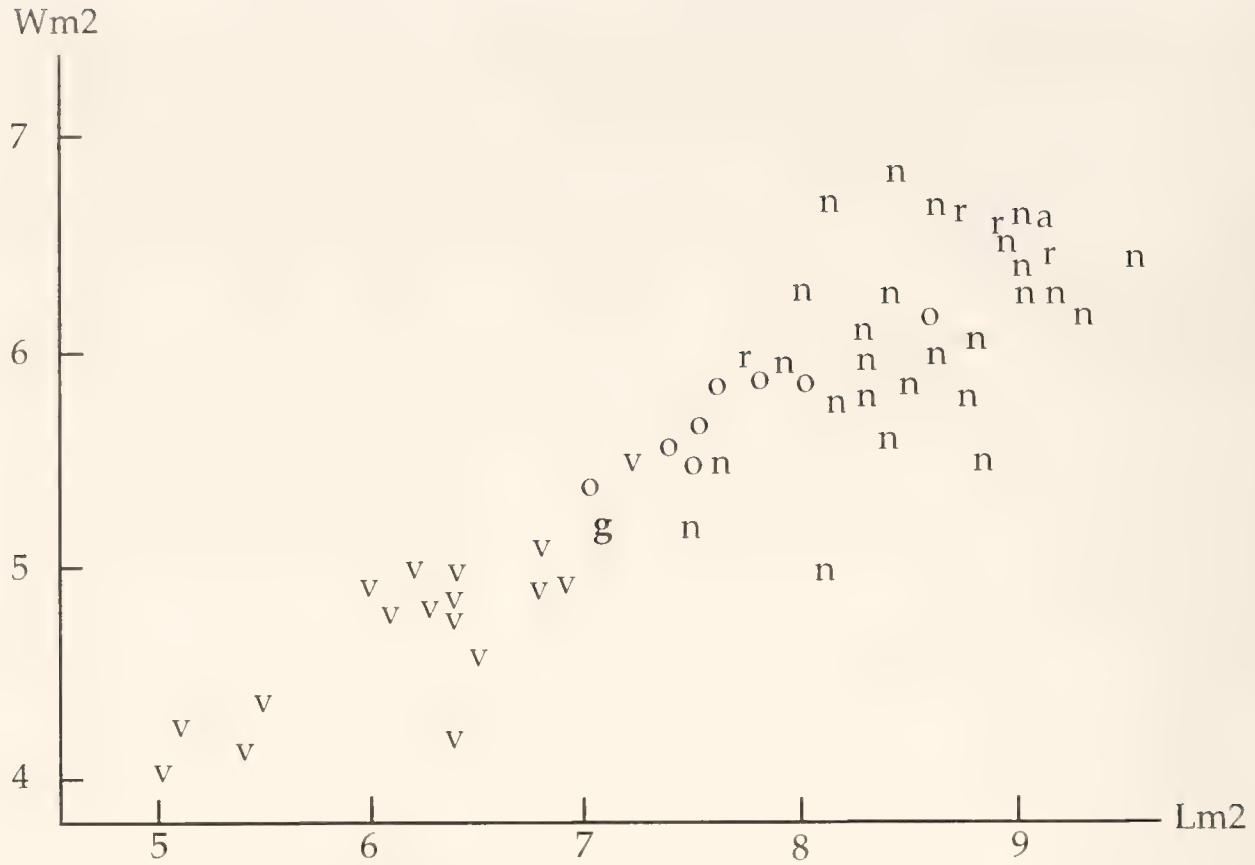


Fig. 5: Scatter diagram, comparing the m2 proportions of several Plio-Pleistocene canids (symbols and references as in Fig. 4).

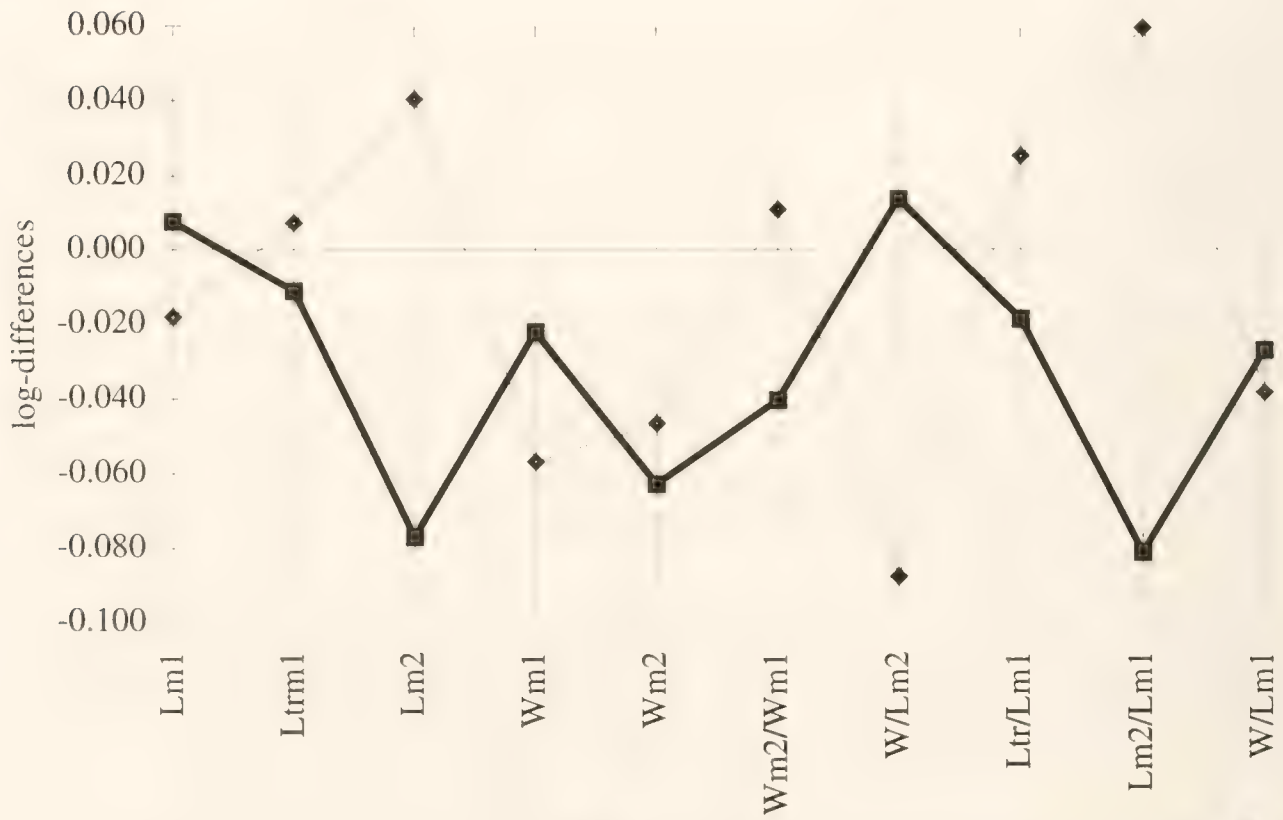


Fig. 6: Logarithmic ratio-diagram, comparing the lower teeth dimensions of *Eucyon* cf. *odessanus* (■) from Sarikol Tepe with *Eucyon davisi* (◆) from Alatini, Greece (data from Rook 1993; Koufos 1998). Standard= *Eucyon davisi* (mean) from Bird Bone, N. America.

and illustrated in detail. The mandible retained here as the lectotype is from OZANSOY's original material. We do not know where the upper toothrow is, or even if there exists one.

The upper canine is very worn but seems to be large; a strong crest in lingual position is present. P3 is narrow with robust main cusp, directed backwards. The mesial crest is strong, while the distal one is moderately developed. The mesio-lingual angle of the crown is strongly developed. The anterior accessory cusp (a.a.c.) is very reduced like a low enlarged elevation at the base of the mesial crest. The posterior accessory cusp (p.a.c.) is well developed and sets close to the base of the distal crest. The mesio-lingual and distal cingula are strong; the lingual one is thick and continuous. The protocone of P4 is anteriorly situated but not extending farther forward than the conical shaped parastyle. A weak mesial crest is present. The paracone is slightly shorter than the metacone, directed backwards. The mesio-lingual face shows two rudimentary cusplets. The disto-lingual cingulum is very thick.

The mandible is rather robust with a high horizontal ramus. Its height behind m1 is 52 mm on the lectotype and 48.7 mm on the other specimen with a corresponding width of 14.5 mm

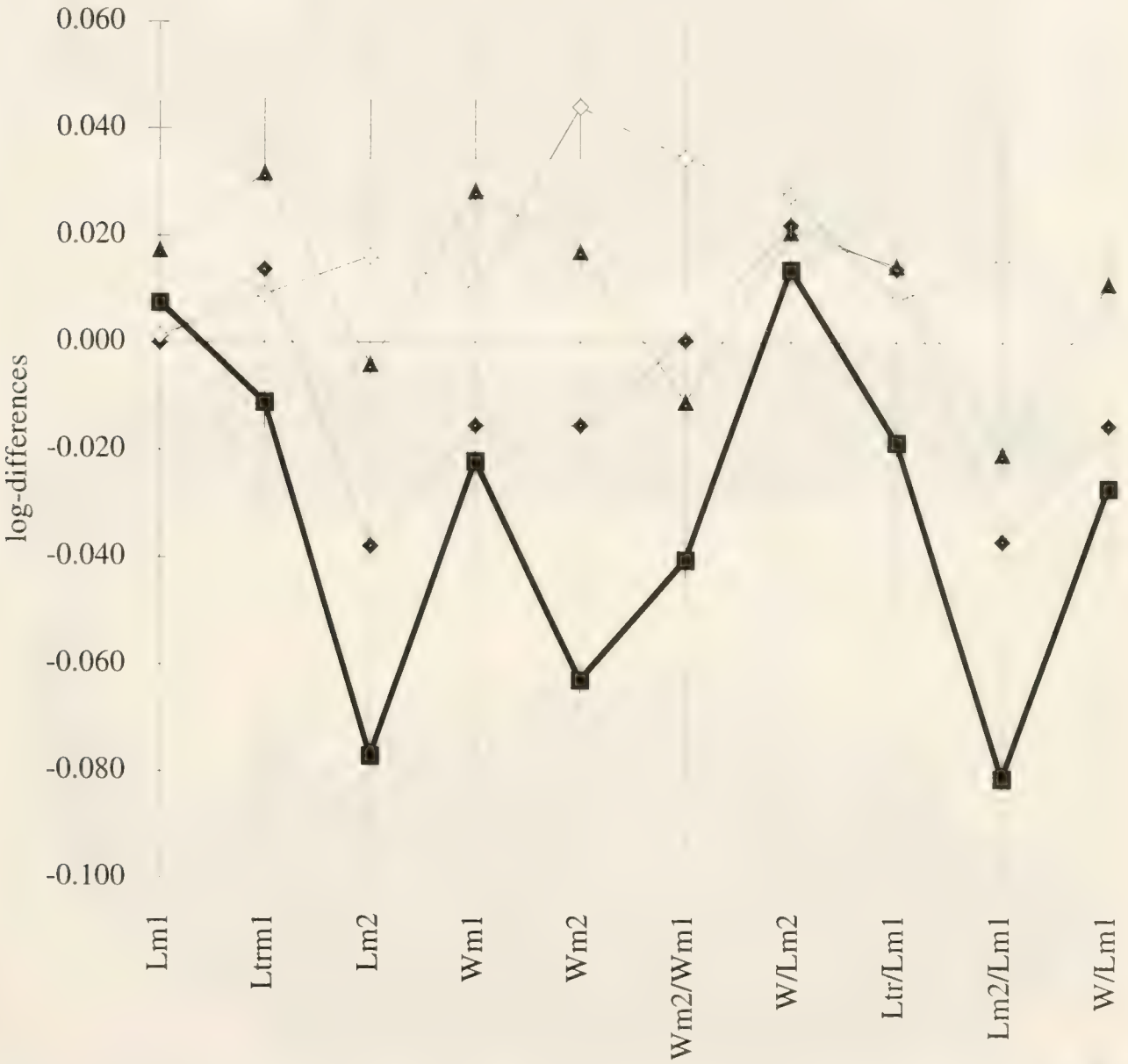


Fig. 7: Logarithmic ratio-diagram, comparing the lower teeth dimensions of *Eucyon* cf. *odessanus* (■) from Sarikol Tepe with several species of *Eucyon* (data from ROOK 1993). Standard= *Eucyon davisi* (mean) from Bird Bone, N. America.(◆) *E. odessanus* from Odessa Catacombs, Ukraine; (G) *E. minor* from Chao, China; (▲) *E. zhui* from Yushe, China.

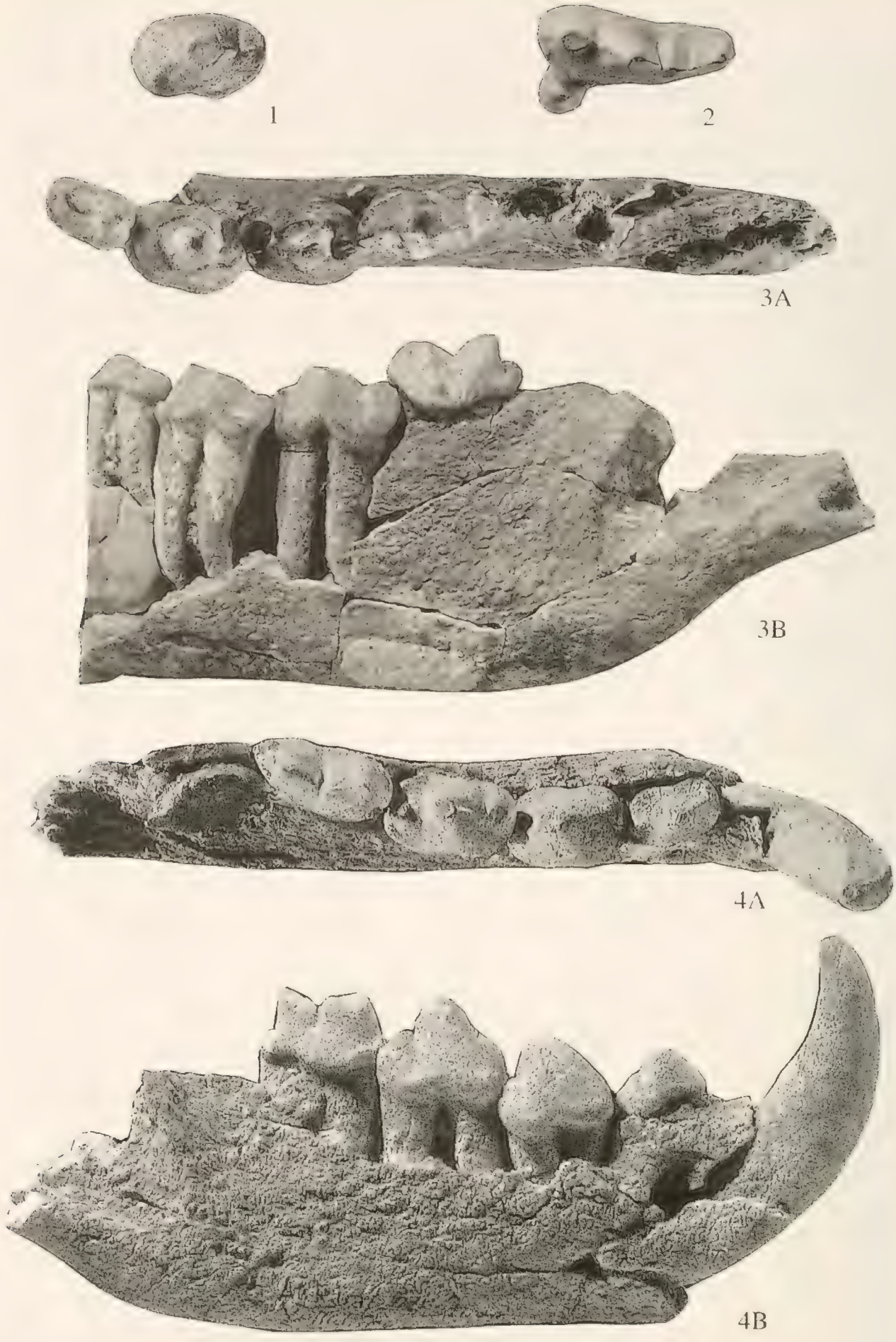


Fig. 8: *Pliocrocuta perrieri arambourgi*, Sarikol Tepe, Turkey. 1: P3, SGT-62 occlusal view; 2: P4, SGT-68 (cast), occlusal view; 3: Mandible sin (lectotype), SGT-63, 3A: occlusal view, 3B: labial view. 4: Mandible dex SGT- 79, 4A occlusal view, 4B: labial view. 3/4 of Natural Size.

and 13.5 mm respectively. The pterygoid fossa is deep; its anterior margin is situated well behind the posterior end of m1. The ventral border of the mandible ascends gradually behind the toothrow.

The lower canine is sharp and has two lingual crests. The second premolar is short and subovoid shaped. There is no real a.a.c. but a small elevation of the mesial cingulum. The p.a.c. is strong and sets close to the base of the main cuspid, at the foot of the worn distal crest. The lingual and labial cingula are low. The distal cingulum is well expressed, especially lingually. p3 is short and wide with a great expansion of the mesio-labial angle. The main cuspid is conical shaped, directed backwards. The a.a.c. is almost absent (similarly to p2), while the posterior one is large, situated close to the base of the main cuspid. A well developed mesial crest is present, while the distal one is worn. The mesial and disto-lingual cingula are strong. p4 is elongated and narrower than p3 with elliptical main cuspid, directed backwards. The a.a.c. is well developed and larger than the posterior one. Both are set close to the base of the main cuspid. The lingual cingulum is almost absent, while the labial one is low and moderately developed. The distal cingulum is strong, elevated and expanded labially and especially lingually. The carnassial is elongated and has a reduced talonid. The paraconid is longer than the protoconid. The hypoconid is small, crest-like, while the entoconid is very small. The metaconid is absent. The dp4 is elongated and narrow. The main cuspid is well developed and the talonid presents a strong hypoconid and a less developed entoconid. The latter one is placed between the hypoconid and the protoconid, being in contact with both.

Comparison:

Some years after the erection of *"Hyaena" arambourgi* by Ozansoy (1965), Ficcarelli & Torre (1970), Schütt (1971) and more recently Howell & Petter (1980), and Werdelin & Solounias (1991) discussed the Yassiören specimen, concluding that there is no evident reason for its distinction from *Pachycrocuta perrieri* (later referred to *Pliohyaena* Kretzoi 1938 by Qiu 1987 and more recently to *Pliocrocuta* Kretzoi 1938 by Werdelin & Solounias 1991).

The origin and systematics of the Eurasian Plio-Pleistocene "crocutoid" hyaenas have been extensively discussed by Howell & Petter (1980), Qiu (1987) and Werdelin & Solounias (1991). The general morphological and metrical characters of the studied form (elongated m1 comparatively to p4, elongated trigonid and short talonid on m1, reduced to absent metaconid on m1, broad third premolar, strong mesial crest on P3) approach it to the Plio-Pleistocene "crocutoid" hyaenas referred to *Pliocrocuta* (Howell & Petter 1980, Qiu 1987, Werdelin & Solounias 1991).

Howell & Petter (1980) consider *P. pyrenaica* (Deperet 1890) from Serrat d' en Vacquer (France) as the type species of the genus *Pachycrocuta*, while Werdelin & Solounias (1991) consider this form as a synonym of *Pliocrocuta perrieri*. The original comparison with the material of *P. pyrenaica*, stored in MNHN Paris, shows that the Sarikol Tepe form differs by its larger size (Fig. 9a), the less developed a.a.c. on P3, the stronger a.a.c. set more labially and the stronger lingual cingulum on p4, the stronger p.a.c. on P3, p2, p3, the stronger lingual cingulum on P3,4 and p2-4, the more developed mesial crest on P3, the stronger hypoconid and the absent metaconid on m1.

As regards *Pliocrocuta perrieri* and *Pachycrocuta brevirostris*, the studied form seems to be dimensionally closer to the first species, being markedly smaller than the second one (Fig. 9a). According to Howell & Petter (1980) these two species are closely allied, differentiated only by their size. The original comparison of the Sarikol Tepe specimens with the material of *P. perrieri* stored in MNHN of Paris (including the type specimen n° 834, the mandible referred to *"H. arvernensis"* n° 832, the specimen n° 830: P3-M1 and the specimen n° 835: dp3-m1; collection Croizet) shows interesting differences (Fig. 9, 10).

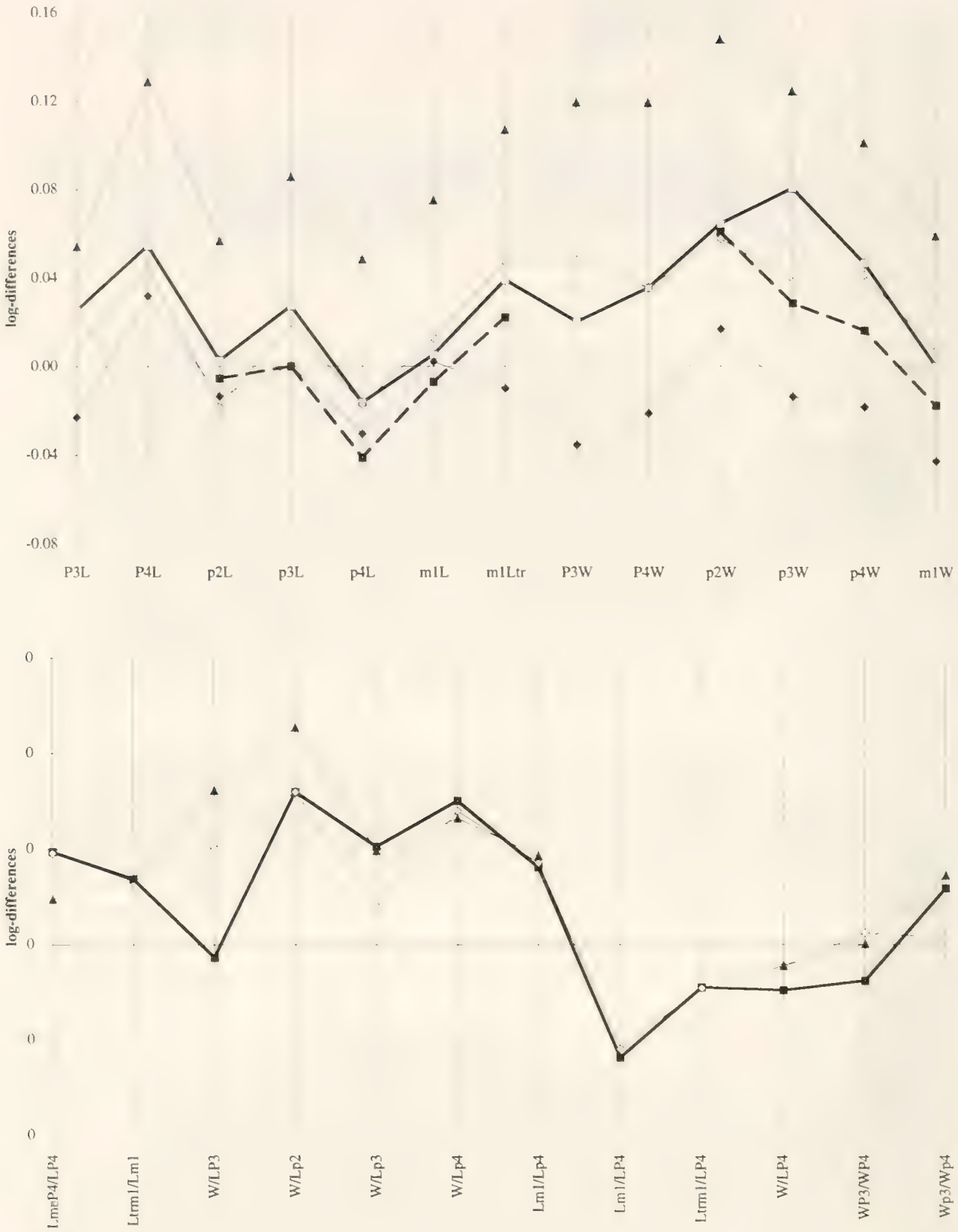


Fig. 9: Logarithmic ratio-diagram, comparing the teeth dimensions (a) and teeth indices (b) of *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey with several Plio-Pleistocene "crocutoid" hyaenas. Standard= *P. pyrenaica*, Perpignan, France (orig. meas.)

■ *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey ; 8b: mean values

◆ *Pliocrocuta* from Odessa Catacombs, Ukraine

✧ *P. perrieri* mean (data from HOWELL & PETTER 1980)

▲ *P. brevirostris* from Europe mean "

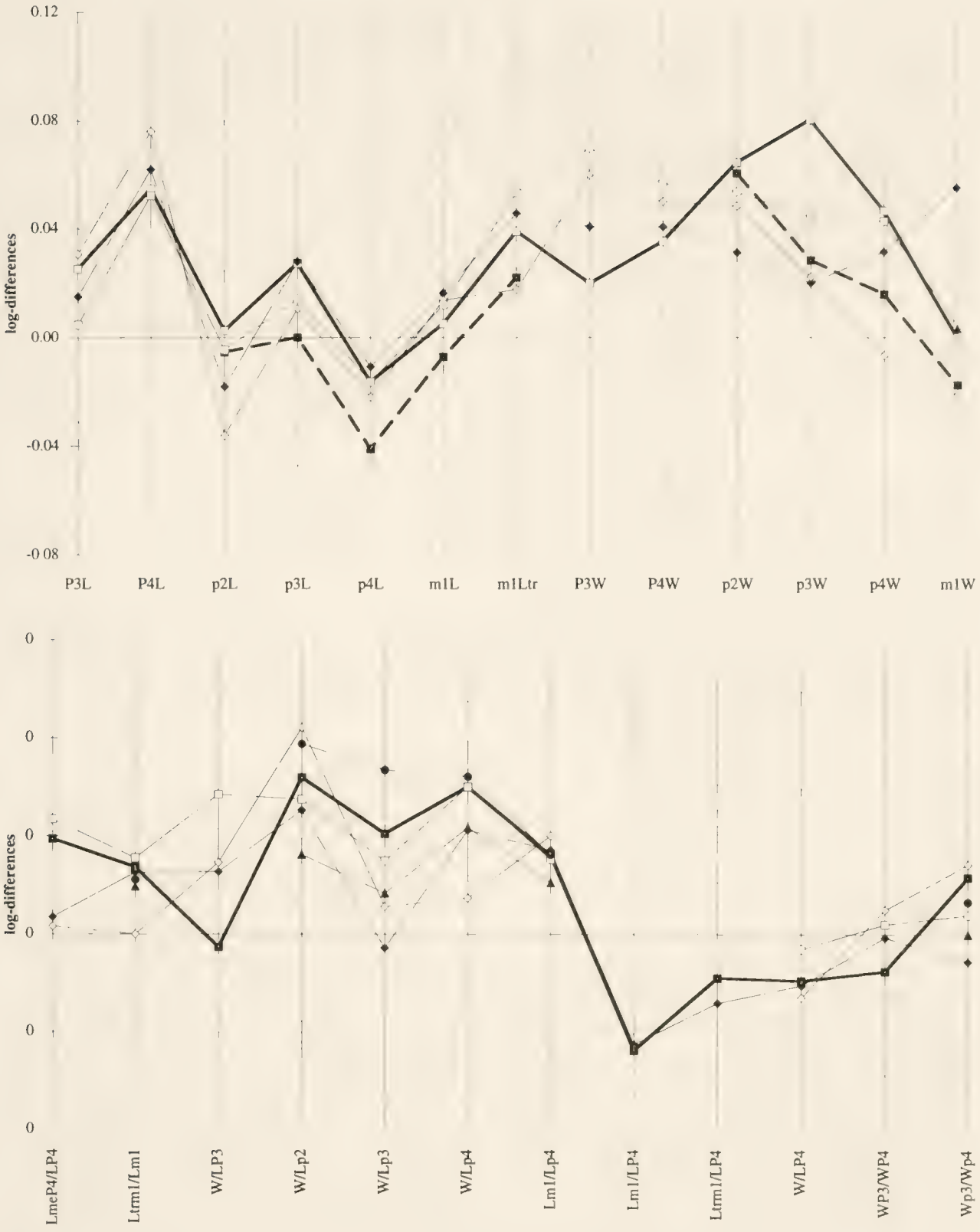


Fig. 10: Logarithmic ratio-diagram, comparing the teeth dimensions (a) and teeth indices (b) of *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey with several local representatives of *P. perrieri*. Standard= *P. pyrenaica*, Perpignan, France (orig. meas.)

■ *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey; 9b: mean values

❑ *P. perrieri* from St.-Vallier, France (data from HOWELL & PETTER 1980)

✧ *P. perrieri* from Perrier (orig. measur.)

▲ *"P. arvernensis"* from Perrier, France (orig. meas.)

● *P. perrieri* from Senèze, France (data from HOWELL & PETTER 1980)

◆ *P. perrieri* from Villaroya, Spain (data from HOWELL & PETTER 1980).

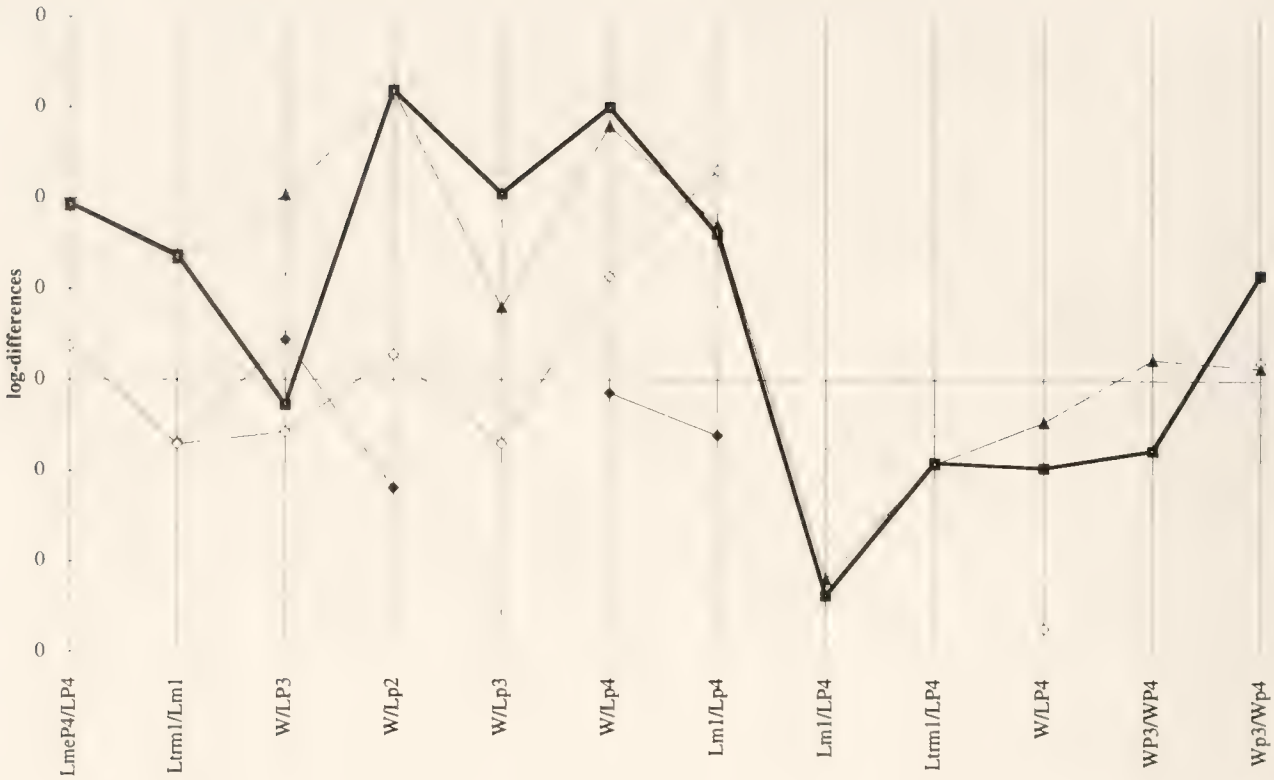


Fig. 11: Logarithmic ratio-diagram, comparing the teeth indices of *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey with several Pliocene representatives of the genus (data from HOWELL & PETTER 1980). Standard= *P. pyrenaica*, Perpignan, France (orig. meas.)
■ *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, Turkey; mean values
◆ La Galera sample
✧ Odessa Catacombs sample
▲ *P. perrieri* mean

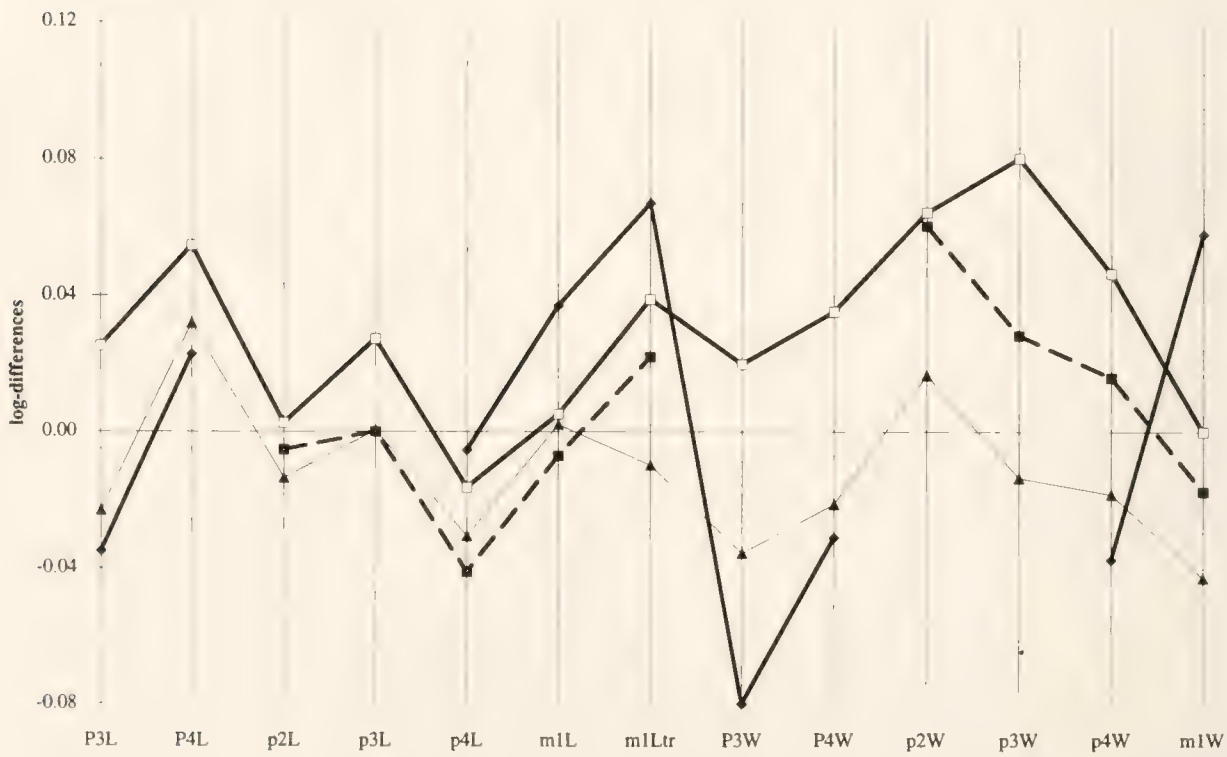


Fig. 12: Logarithmic ratio-diagram, comparing the teeth dimensions of *Pliocrocuta perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe (■), Turkey with *P. perrieri* from Gülyazi, Turkey (◆) and Odessa Catacombs sample (▲) (data from SCHÜTT 1971; HOWELL & PETTER 1980). Standard = *P. pyrenaica*, Perpignan, France (orig. meas.).

The P3 of *P. perrieri* (spec. 830) is wider (Fig. 9a) with significantly stronger a.a.c. and lingual cingulum. The dp4 of *P. perrieri* (spec. 835) has weaker hypoconid and entoconid comparatively to the Sarikol Tepe form. The first two lower premolars of *P. perrieri* (spec. 834, 832) possess clearly stronger a.a.c. and relatively weaker p.a.c. than the studied form. Moreover, the accessory cuspids of p2-3 of *P. perrieri* do not set close to the base of the main cuspid as in Sarikol Tepe "crocutoid" hyaena. The p4 of the type specimen 834 has weaker disto-labial cingulum than the studied form, although this difference is not so evident in comparison to the specimen 832. The lower carnassial of *P. perrieri* has a more developed talonid, while the hypoconid forms a true cuspid in comparison to the crest-like hypoconid on the Sarikol Tepe m1. In both specimens of *P. perrieri* (834, 832) the metaconid is present (stronger in 832) while it is totally missing from the Sarikol Tepe form.

Concerning the mandibular ramus, there is a clear size variation between the specimens 832 and 834. Nevertheless, both have the anterior margin of the pterygoid fossae situated below the talonid of m1, while in the Sarikol Tepe form it is placed well behind the carnassial. A similar position has been observed in the mandible of *P. pyrenaica.*

In spite of the obvious geographic and chronological variability of *P. perrieri* (Howell & Petter 1980, Werdelin & Solounias 1991), some of the observed morphological differences such as the extension of pterygoid fossae, the development of the accessory cusps (-ids) on the premolars and the structure of m1's talonid, seem to be of greater importance. Howell & Petter (1980) use a number of dental indices in order to express the different tendencies among the *Pliocrocuta / Pachycrocuta* species. A comparison between the Plio-Pleistocene representatives and Sarikol Tepe form, based on these indices, shows four significant differences:

- the index W/L of P3 from Sarikol Tepe is remarkably smaller than that of all the western European representatives of *P. perrieri* (Fig. 10a,b). Similar values are observed only in *P. pyrenaica* and *Pliocrocuta* from Odessa Catacombs, discussed below (Fig. 11).
- the indices W/L for p2 and p3 are significantly larger than those of *P. perrieri* (Figs. 9b, 10a,b). The obtained values even exceed the mean values of *P. brevirostris* (Fig. 9b). From the known samples of *P. perrieri*, only the Senèze form has similar values (Fig. 10b).
- the index Wp3/Wp4 clearly depasses the corresponding values for *P. perrieri*, being closer to the mean values of *P. brevirostris* (Fig. 9b).
- the index WP3/WP4 is markedly smaller than that of *P. perrieri* (Figs. 9b, 10b).

The asymmetric widening of P3 and P4, the increase of the index Wp3/Wp4, the absence of a.a.c. in p2 and p3, the reduction of the talonid and hypoconid on m1 and the absence of metaconid should be considered as derived features of the Sarikol Tepe form. On the other hand the development of pterygoid fossae, the low values of the indices W/L P3 and WP3/WP4, the near absent a.a.c. on P3 and the development of p.a.c. on p4 seem to be archaic features. (Fig. 11)

The Odessa Catacombs hyaenid has been originally described as *Crocuta sivalensis* by Vatsko (1956, in Werdelin & Solounias 1991). Howell & Petter (1980) describe and discuss the status of the Odessa Catacombs form, indicating affinities to *P. pyrenaica* from Roussillon. Later on, Werdelin & Solounias (1991) place this form, as well as the Layna and La Galera ones, in synonymy to *P. perrieri*. A comparison of the studied form with the Odessa one shows a large number of morphological similarities (compare the description of Odessa form given by Howell & Petter 1980: 594-595 with that of the Sarikol Tepe). In fact, the Odessa form differs only by:

- the enlarged a.a.c. on P3,
- the presence of metaconid on m1,
- the development of the cingulum in some teeth and
- the smaller size and teeth proportions (Figs. 9a, 11).

Although more advanced, the Sarikol Tepe form seems to share strong relationships with the Odessa Catacombs hyaenid. Similar differences between the samples of La Galera, Layna and Odessa from the one part and the typical *P. perrieri* from the other, are also mentioned by Werdelin & Solounias (1991), who, however, conclude that they are not consistent. Nevertheless, the observed differences allow the distinction of the Sarikol Tepe form at subspecific level at least (Fig. 12).

Schütt (1971) described *P. perrieri* from the early-middle Villafranchian locality of Gülyazi (Turkey). The dimensions of P3–P4 and p4 are significantly smaller than those of the Sarikol Tepe and *P. perrieri* and closer to the Odessa form (Fig. 12). The m1 from Gülyazi seems to be very enlarged comparatively to the forms referred to *P. perrieri,* being closer to *P. brevirostris*. Nevertheless, the material from Gülyazi belongs to a young individual and therefore could be not suitable for certain metrical comparison. The presence of a well developed metaconid on m1 and the stronger p.a.c. on p4 differentiate the Gülyazi hyaenid from the Sarikol Tepe one, which seems to be more derived.

Family Felidae Gray 1821

Genus *Homotherium* Fabrini 1890

Homotherium sp.
(Fig. 13)

M a t e r i a l : P3 sin, SGT-80 (L=18.2, W=9.6); fragment of P4 dex, SGT-81 (Lmetacone= 17.4); p4 dex, SGT-82 (L=20.3, W=10.0).

Description and comparison:

Among the Sarikol Tepe material, three isolated teeth represent a large sabre-toothed felid. The specimen determined as P3 is laterally compressed, but slightly widens posteriorly. It has three cusps, the main one quite robust and high, a.a.c. small but distinct, and p.a.c. thick and surrounded with a posterior and labial cingulum. The crests of all these cusps are sharp and almost aligned centrally along the longitudinal axis. This P3 has two roots, the anterior one longer but thinner than the posterior one.

From P4 only a part of the paracone, the metacone and the posterior root are preserved. A large wear surface exists in the lingual face covering the most part of the crown height. The metacone is long and sharp. The posterior root is very large.

The p4 has a narrow and elongated elliptical outline. The crown is high, and its three cuspids are centrally lined and have sharp crests. The a.a.c. is the smaller and the lowest cuspid, and it is inclined forward. The central cuspid is as long as the half of the total length. The p.a.c. is larger than the a.a.c. The cingulum surrounds the distal and lingual margins of the tooth, and it is thick in the lingual side of the p.a.c. The posterior root is thicker than the anterior one.

These specimens cannot be attributed to *Megantereon* Croizet & Jobert 1828 because of their larger size, higher crown of premolars and the larger metacone of P4. The measurements given above fit with that of *Homotherium crenatidens* (Fabrini 1890) which is a common species of late Pliocene and early Pleistocene mammal faunas of Europe. As regards to the morphology, P4 and p4 from Sarikol Tepe do not present any difference with the specimens from Tuscany (Ficcarelli 1979) and Senèze, Perrier and Sainzelles (France; Boule 1901, Ballesio 1963, Bonis 1976). However, the Sarikol Tepe P3 is quite larger and higher crowned compared to most specimens described by these authors. As stated by Ficcarelli (1979: 24) "variations in premolar size are quite normal in so specialized forms". It is true that P3 is reduced (small size, simple crown, single root) in specimens described from Tuscany (Fabrini

1990, FICCARELLI 1979) and from France (BOULE 1901, BALLESIO 1963, BONIS 1976). However, BOULE (1901: fig. 12) also attributed to *H. crenatidens* the material from Ceyssaguet (Haute-Loire, France) which includes a P3 which is large and has three cusps and two strong roots, almost as in the Sarikol Tepe specimen.

Some fragmentary remains from a few central European middle Pleistocene localities were described as *Homotherium moravicum* (WOLDRICH 1916) (see THENIUS 1972). It is characterized by its larger size and more elongated metacone of P4 compare to *H. crenatidens*, and also to the Sarikol Tepe material. Moreover, some scanty remains from several Asiatic and African localities were described as new species or attributed to one of the European species. As observed by FICCARELLI (1979), the fragmentary state of these findings make obscure their systematic status. In summary, the Sarikol Tepe specimens fit in size and morphology with *H. crenatidens*; however, their fragmentary state and the lack of characteristic dental and cranial elements do not allow their certain attribution to this species.

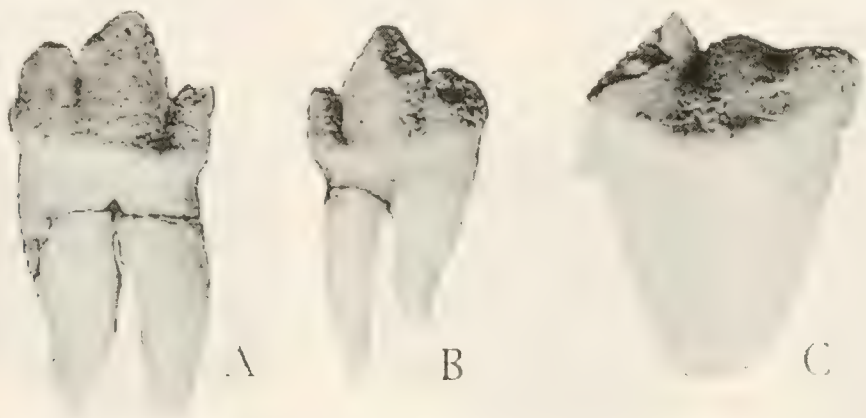


Fig. 13: *Homotherium* sp. from Sarikol Tepe, Turkey. A: p4 dex, SGT-82, labial view; b: P3 sin, SGT-80, lingual view; C: fragment of P4 dex, SGT-81, labial view, Natural Size.

Family Equidae GRAY 1821

Genus Equus LINNAEUS 1758

Equus stenonis COCCHI 1867
(Fig. 14, Tabs. 1, 2)

Synonyms: 1965. *Equus stenonis* , OZANSOY, pp. 56-57, pl. VI, figs. 6, 7.
1991. *Equus stenonis* , SEN, p. 251.

M a t e r i a l : dP2 sin, SGT-2; dP3 sin, SGT-7; P2, SGT-1, 71; P3/4, SGT-4, 5, 72a; M1/2, SGT-6, 72b; M3, SGT-3; i1-i2, SGT-10, 15; p3/4, SGT-9; lateral metapodials, SGT-27, 28, 29, 30, 31, 34; McIII, SGT-26 (partly destroyed), 70; distal epiphysis of McIII, SGT-24, 25; astragali, SGT-16, 17, 18, 19, 20; calcaneum, SGT-21 (partly destroyed; Height max=aprx 120); first phalanx, SGT-32 (partly destroyed; Height max=aprx100; DTdiaphysis=36; DAPdiaphysis=25.7); part of 3rd phalanx, SGT-33.

Description:

The material corresponds to one young and four mature individuals at least. However, the dental material mainly represents three individuals of different ontogenetic age. OZANSOY (1965: pl. VI, figs. 6, 7) illustrates the specimens SGT-72 a & b as M1-M2 from the same individual and SGT-71 as P3(?). In fact, the specimens SGT-72a and b are a P4 and a M1 of

different individuals, while SGT-71 is evidently a P2. Although the material is badly preserved with several partly destroyed specimens, it allows its specific determination (Fig. 14).

The parastyle and mesostyle of upper cheek teeth are well developed and simple (not grooved). The fossettes are isolated and closed. The enamel plication is weak: at mean 6 plis for premolars (n=3) and 5 for molars (n=4). The premolar protocone is short with flat lingual border. It is rounded in P2, more elliptical in P3/4. The molars, and especially M3, have more elongated protocones, slightly grooved lingually. The pli-caballin is small and simple. The hypocone is short with rounded distolingual wall. There is no hypoconal islet. The lingual groove is weakly developed in premolars; it is missing from the molars. The teeth are quite hypsodont; the hypsodonty index (H of parastyle x 100 / occlusal length) is 244 in M3 (first stage of wear) and 195 in P3/4 (moderately worn). The single preserved lower premolar is broken mesio-lingually and very worn. The lingualflexid seems to be V-shaped and shallow.

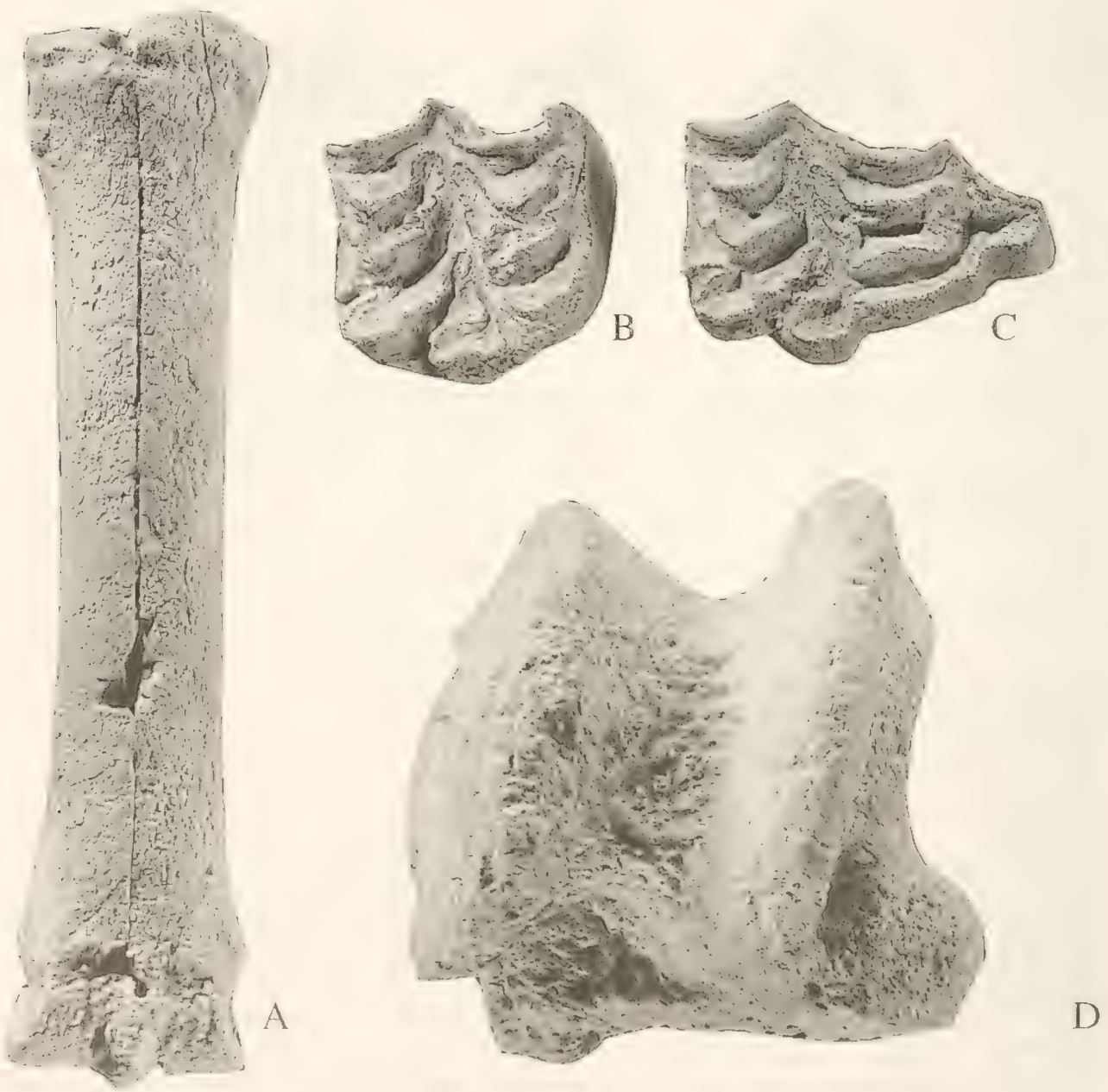


Fig. 14: *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey. A: Mc III, SGT-70, anterior view; B: P3/4, SGT-72a, occlusal view; C: P2, SGT-71, occlusal view; D: astragalus, SGT-18, anterior view. Scale: A=1/2 nat. size; B-D= natural size.

Table 1: Dental measurements of *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey.

	P2 (n=2)	P3/4 (n=2)	M1/2 (n=2)	M3 (n=1)
Locclusal	43.45-43.81	31.02-35.05	28.28	28.3
L 1cm above base	41.45-42.47	27.99-32.11	26.51	31.77
W occlusal	28.50-28.76	30.31-31.02	29.19	24.64
Lprotocon	7.27-8.06	8.16-9.78	10.01	12.52
Wprotocon	5.57-6.41	4.84-5.88	5.09	4.33
Plication number	5-6	6	4	5
Height of parastyle	-	68.35	-	68.97

Table 2: Postcranial measurements of *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey (according to the system proposed by EISENMANN et al. 1988).

	McIII SGT-70	McIII SGT-26	McIII SGT-25	McIII SGT-24	Astragalus n=5
1	250.1	-	-	-	67.0-69.9
2	240.0	-	-	-	68.9-75.0
3	39.06	38.7	-	-	32.9-33.4
4	29.19	27.8	-	-	70.6-74.8
5	57.54	63.3	-	-	55.6-56.5
6	35.0	35.2	-	-	35.7-38.5
7	41.2	43.2	-	-	57.8-58.6
8	15.8	14.5	-	-	
9	-	-	-	-	
10	54.31	-	52.8	53.2	
11	57.24	aprx 55	54.0	-	
12	37.26	-	36.8	38.9	
13	29.5	-	28.7	29.8	
14	31.0	-	31.6	-	

There is no evidence for a pli caballinid. The posterior cusp of the double-boucle (entoconid) is square-shaped (Tab. 1, 2).

The third metacarpal is elongated and robust; its proximal and distal epiphyses are well extended transversally. The slenderness index (DTdistal x 100 / length) is 22.9 while the robustness index (DT diaphysis x 100 / length) is 15.6. The 2nd metacarpal is fused with the third one, while the 4rth rests independent. The posterior face of the keel is quite high. The supraarticular fossa of the distal epiphysis is not very sharp in anterior view. The supraarticular breadth of the distal epiphysis is equal or even smaller than the articular one. The crest distinguishing the facets for the cuboid and the navicular in the preserved astragali, is well developed. The facet for the cuboid is slightly oblique. The attachement of the appendix with the main articular surface for the calcaneum has parallel borders. The index "height of lateral condyle x 100 / maximal breadth" varies between 93 and 100.3 (mean = 97.7). The sustentaculum

tali of the calcaneum is partly destroyed. The coronoid apophysis forms a more or less vertical angle. The proccessus lateralis is weakly inclined on the median axis. Although partly distroyed the single preserved first phalanx shows a relatively short V-scar ("index L V-scar x 100/ Lmax" approximately 60).

Comparison:

OZANSOY (1965) briefly described a part of the referred material and pointed out the great similarities between the "Yassiören" horse and *Equus stenonis*. A more detailed comparison will be given here.

The general morphological and proportional characters of the studied equid, clearly approach it to the Plio-Pleistocene "stenonoid" forms from Europe and their allies in Asia (*Equus livenzovensis, E. sanmeniensis, E. namadicus*), distinguishing it from the fossil "caballoid" forms. Based only on the poor dental and postcranial material from Sarikol Tepe, a clear distinction from the several representatives of the "stenonoid" group seems to be premature.

Nevertheless, the studied equid differs from *E. livenzovensis* BAIGUSHEVA 1978 – as this form has been recently redefined by FORSTEN (1998) – by its smaller size and greater robustness (Fig. 15), its shorter protocone, the weaker plication of the pre- and postfossettes, the absence of grooves in para- and mesostyles and may be by the shallower post-protoconal groove. *E. namadicus* FALCONER & CAUTLEY 1849 and *E. sanmeniensis* TEILHARD & PIVETEAU 1930 present longer protocones (Fig. 16) than the studied form. *E. sanmeniensis* is additionally larger in size

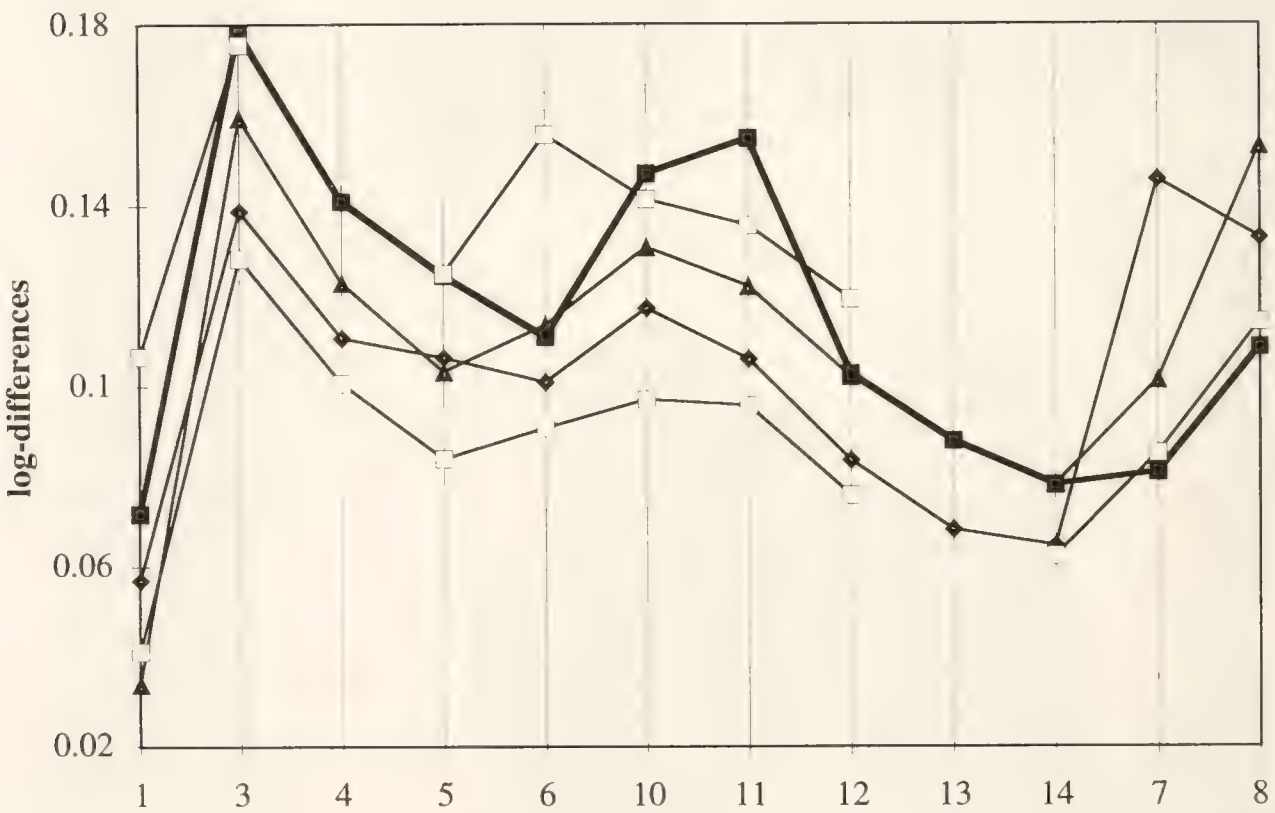


Fig. 15: Logarithmic ratio-diagram, comparing the metacarpal dimensions of *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey, with several Plio-Pleistocene equids. Standard= *E. hemionus onager*, mean values, EISENMANN 1979.

- ■ *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey
- ◆ *E. s. stenonis* from Olivola, Italy (pers. meas.)
- ▲ *E. s. vireti* from St. Vallier, France (data from EISENMANN 1979)
- ✧ *Equus s.* cf. *vireti* from La Puebla, Spain (data from EISENMANN 1979)
- ❑ *Equus livenzovensis* from Liventsovka, W. Russia (data from FORSTEN 1998)

(Fig. 15) with longer P2 comparatively to P3; the index "Locclusal P2 x 100/ Locclusal P3" is 132 in the specimen NIH 004 (Eisenmann 1980) of *E. sanmeniensis* versus 125 in the Sarikol Tepe form (Fig. 15, 16).

The morphological and metrical characters of the Sarikol Tepe equid, such as the short protocone (Fig. 16), the slightly plicated enamel (5 plis at mean), the rounded hypocone, the V-shaped linguaflexid, the general proportions and dimensions of the metacarpal (Fig. 15), the well developed crest, distinguishing the facets for the cuboid and navicular and the oblique cuboid facet in the astragali, the weakly inclined lateral procces of the calcaneum and the relatively short V-scar of the first phalanx, are very similar to those of *Equus stenonis* (De Giuli 1972, Eisenman 1979, 1980, Azzaroli 1982).

The high protocone index of the Sarikol Tepe M3 (=44) is probably due to the quite unworn teeth; the same index estimated 2 cm above the base of the crown is 36, clearly in the variation of *E. stenonis*. In the specimen SGT-70 (McIII) the second metacarpal is fused with the third one, while the keel appears to be high in the posterior face. Both characters partly differentiate the studied form from the typical *E. stenonis*, but their systematic value and variation are unknown. *Equus stenonis* presents a vast chronological and geographic expansion; it is known from the middle-late Villafranchian faunas of southern Europe (Spain, France, Italy, Greece) but also from Kazakhstan, Siberia and China (Azzaroli 1990). (Fig. 17, 18)

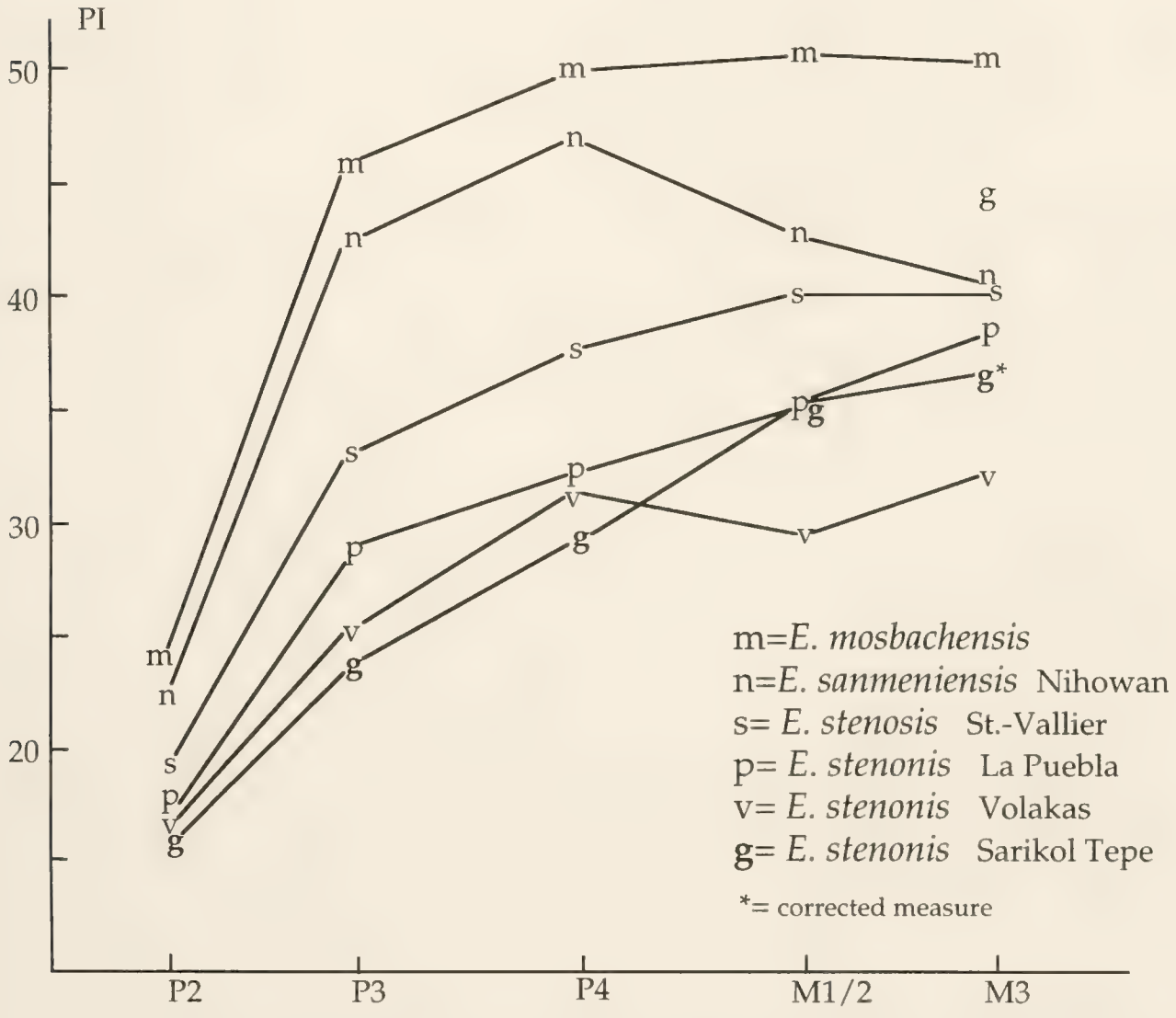


Fig. 16: Development of protocone index (data from Eisenmann 1980; Koufos & Vlachou 1997).

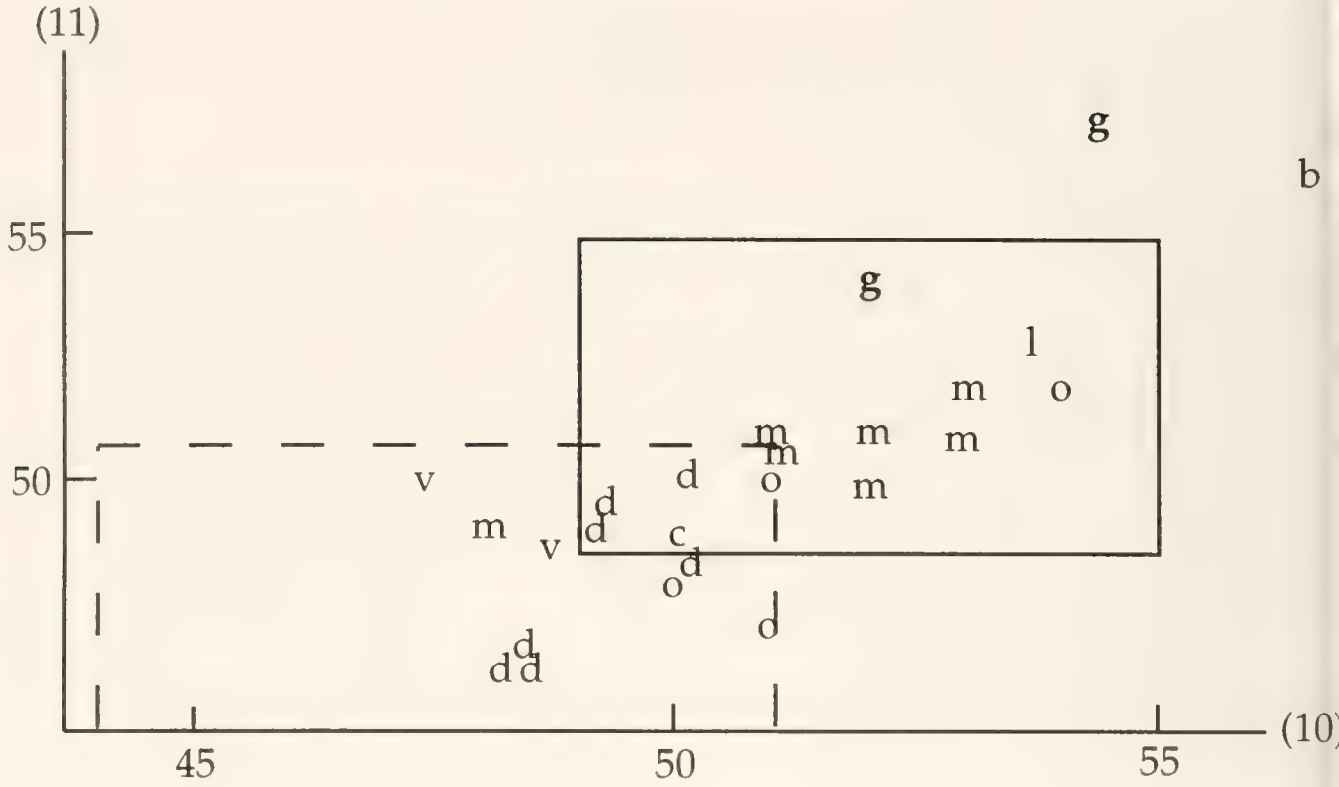


Fig. 17: Scatter diagram comparing the metacarpal proportions of several Plio-Pleistocene equids. (11)= DTdistal post-articular, (10)= DT distal articular (data from DE GUILI 1972; EISENMANN 1979; BOEUF 1986; KOUFOS & KOSTOPOULOS 1993; KOUFOS & VLACHOU 1997; FORSTEN 1998).

g = *Equus stenonis* from Sarikol Tepe, Turkey
o = *E. s. stenonis* from Olivola, Italy
m = *E.s. stenonis* from Matassino, Italy
d = *E. s. cf. vireti* from Dafnero, Greece
v = *E. s. cf. vireti* from Volakas, Greece
c = *E. s. guthi* from Chillac, France
l = *E. livenzovensis* from Liventsovka, Ukraine
b = *Equus mosbachensis* from Mosbach, Germany
- - - *E. s. cf. vireti* from La Puebla, Spain
___ *E. s. vireti* from St. Vallier, France

Because of the insufficient material, it is hard to proof certain relationships between the Sarikol Tepe horse and some of the referred subspecies of *E. stenonis.* According to the postcranial dimensions and proportions (Fig. 15) it seems to be closer to the robust *E. stenonis vireti* from St. Vallier (France) and to *E. stenonis stenonis* from Olivola (Italy). The extremely high value of DT distal (SGT-70), exceeding the maximum values of all the forms in comparison, cannot be accepted as significant because of the bad preservation of this part of the specimen; in the specimen SGT-26 this measure is 55mm, which seems to be more reliable. Figs. 17 and 18 show that the Sarikol Tepe equid is placed in close proximity to the largest individuals of *E. stenonis vireti* from St.-Vallier, being significantly larger than *E. stenonis* cf. *vireti* from Spain and Greece, as well as *E. s. guthi* from Chillac.

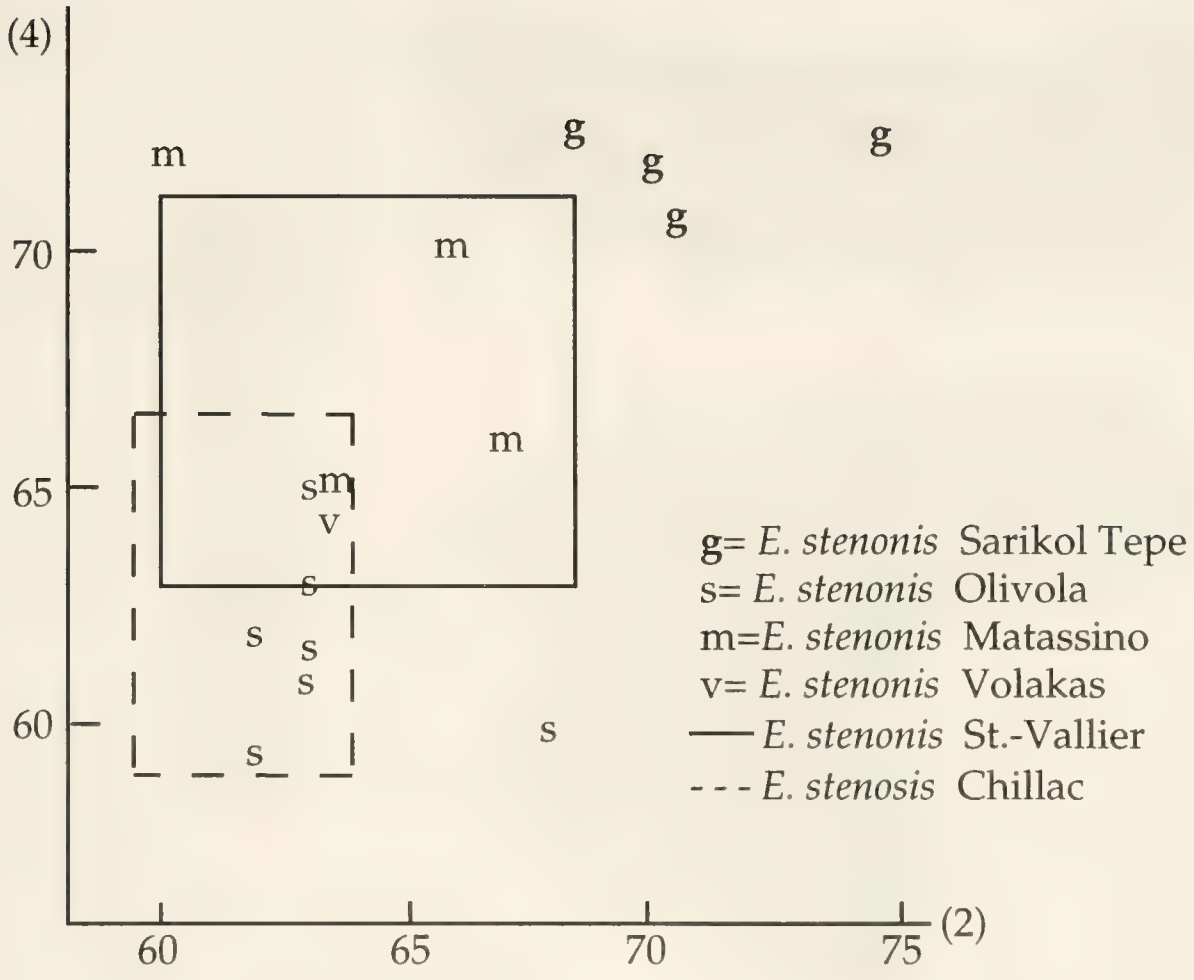


Fig. 18: Scatter diagram comparing the astragalus proportions of several Plio-Pleistocene equids. (4)=breadth of trochlea; (2)=maximal diameter of median trochlea (data from DE GUILI 1972; BOEUF 1986; KOUFOS & VLACHOU 1997).

Family Camelidae GRAY 1821

Genus *Paracamelus* SCHLOSSER 1903

Paracamelus cf. *alutensis* (STEFANESCU 1895)
(Fig. 19)

Synonym: 1991. Camelidae indet., SEN, p. 215.

M a t e r i a l : Part of maxilla SGT-35, with P4-M3 dex (P4: L=24.5, W=20.4; M1: L=24.7, Want=-, Wpost=23.2, M2: L=31.4, Want=24.9, Wpost=22.1; M3: L=31.9, Want=22.7, Wpost=18.3) and P3-M1 sin (P3: L=19.7, W=13.2; P4: L=22.2, W=19.4; M1: L=-, Want=-, Wpost=22.5); M3 sin in situ, SGT-41 (L=32, Want=20.2, Wpost=15.6); i2, SGT-50 (W=8.32); i3, SGT-51 (L=18.4, W=11.5); part of mandibular ramus with the alveoli of premolars and m1, SGT-43 (L=26.5, Want=16.7, Wpost=17.4); m1/2 isolated, SGT-44; part of the distal epiphysis of metacarpal III+IV, SGT-23; proximal epiphysis of metatarsal III+IV, SGT-55 (DTproximal=53.13, DAPproximal=47.38, DTdiaphysis=34.0, DAPdiaphysis=37.5); fragment of proximal epiphysis of metatarsal, SGT-56.

Description:

P2 is absent. The length of the upper toothrow P3-M3 is about 129mm (length M1-M3dex = 87.20; length P3-P4 sin=41.6mm). P3 has a very simple morphology with strong parastyle,

Fig. 19: *Paracamelus* cf. *alutensis* from Sarikol Tepe, Turkey. A: maxilla SGT-35, labial view; B: *idem*, lingual view; C: part of mandibular ramus, SGT-43, labial view; D: Proximal part of MtIII+IV, SGT-55 posterior view; E: *idem*, proximal view. Scale: A-C=3/5 nat. size; D=2/5 nat. size; E= 4/5 natural size.

weak metastyle and well curved rib of paracone. The lingual face is semicircular shaped without trace of a hypocone. P4 is slightly longer and significantly wider than P3. It is sub-square shaped with strong parastyle, weak metastyle and strong rib of paracone. The protocone is well developed, while in the distolingual angle of the tooth, a rudimentary hypocone is present. The upper molars have strong styles and ribs. The parastyle is connected with the paracone at the base of the crown. The metacone is less developed than the paracone. The metastyle of M3 is strong; there is no evidence for accessory styles or central islets.

The horizontal ramus is very low; its height between p4-m1 is 40 mm. In the lower toothrow, both p3 and p4 should be present; in the preserved specimen appears only the posterior lobe

of p4 but the presence of a well developed p3 is confirmed by its alveoli. The length p3-p4 is estimated about 35-40 mm. The morphology of the lower molars is poorly known; the two lobes of the isolated m1, SGT-44, present a relative displacement between them. The metastylid is well developed; a weak cingulum appears mesio-lingually.

The lower part of the metacarpal III+IV is broken just above the distal trochleae. The transverse diameter at the point where the metacarpals are diverging is 48 mm. The proximal epiphysis of the metatarsal III+IV is more or less symmetrical and pentagon-shaped. In the posterior face of the distal projection a well elongated deep groove is present. The forth metacarpal appears more developed anteroposteriorly than the third one in the proximal part of the diaphysis. (Fig. 19)

Comparison:

As regards the taxonomic literature of the Old World camels, two genera appear: *Paracamelus* SCHLOSSER 1903 and *Camelus* LINNAEUS 1758. The familly seems to be originated from the N. American genera *Procamelus* or *Megacamelus* (HARRISON 1985; PICKFORD et al. 1995). *Procamelus khersonensis* PAVLOW 1903 from Kherson is later tranferred to *Paracamelus* (KHAVESSON 1954). The appearance of the family in the Old World has been traditionally regarded as middle-late Pliocene (Villafranchian). Nevertheless, recent data from Spain and Turkey proved an earlier immigration at the end of Miocene (MN13) (PICKFORD et al. 1995; MADE et al. in press). The genus *Paracamelus*, erected by SCHLOSSER (1903), includes several Eurasian species, dated from the late Miocene to the early – middle? Pleistocene; the middle-late Pleistocene and living forms of the Old World camels are referred to the genus *Camelus*. Nevertheless, HARRISON (1985) consider *Paracamelus* as a subgenus of *Camelus*.

Although the remarkably numerous references to the genus *Paracamelus*, its systematics and biochronology are still obscure, because of

1. the usually scarce fossil record, including few specimens which in many cases are not comparable between them, and
2. the unknown (or at least insufficiently) stratigraphic origin of the specimens.

The revision of *Paracamelus* by KHAVESSON (1954) partly eliminate the above mentioned problems. This author divides the genus in two subgenera *Paracamelus* and *Neoparacamelus*, accepting five valid species:

- *P. (Paracamelus) gigas* SCHLOSSER 1903: type species, well defined later by ZDANSKY (1926).
- *P. (Paracamelus) alexejevi* KHAVESSON 1950: well defined by KHAVESSON (1954).
- *P. (Paracamelus) praebactrianus* (ORLOV 1927): based only on a hind leg, this species seems questionable.
- *P. (Neoparacamelus) alutensis* (STEFANESCU 1895): species originally known from two mandibular rami.
- *P. (Neoparacamelus) kuljenensis* (KHOMENKO 1915): based on a poor sample.

In this list should be also included the species *Paracamelus aguirrei* MORALES 1984 from the late Miocene of Spain and Turkey.

The subgenus *Neoparacamelus* is defined by KHAVESSON (1954, 1968) as "a dwarf subgeneric group – (Pliocene to lower Pleistocene) – of the Black Sea area which usually lacks the anteroexternal folds on m2 and m3". TOPACHEVSKI (1956, in BAIGHUSEVA 1971) considers *P. kuljanensis* as a synonym of *P. alutensis*. In fact, both are known from their mandibular and lower teeth morphology, which seems to be very similar (e.g. KHAVESSON 1954: Tabs. 2, 3). KHAVESSON (1954) refers *Procamelus khersonensis* PAVLOW 1903 and *Camelus bessarabiensis* KHOMENKO 1912 to *Paracamelus* sp. The material of these two species seems insufficient for certain determination. The camel from Lac Ichkeul (Tunisia) attributed by ARAMBOURG (1979) to *C. thomasi* POMEL 1893, as well as *C. bessarabiensis* from Maluʃteni (SIMIONESCU 1930) are

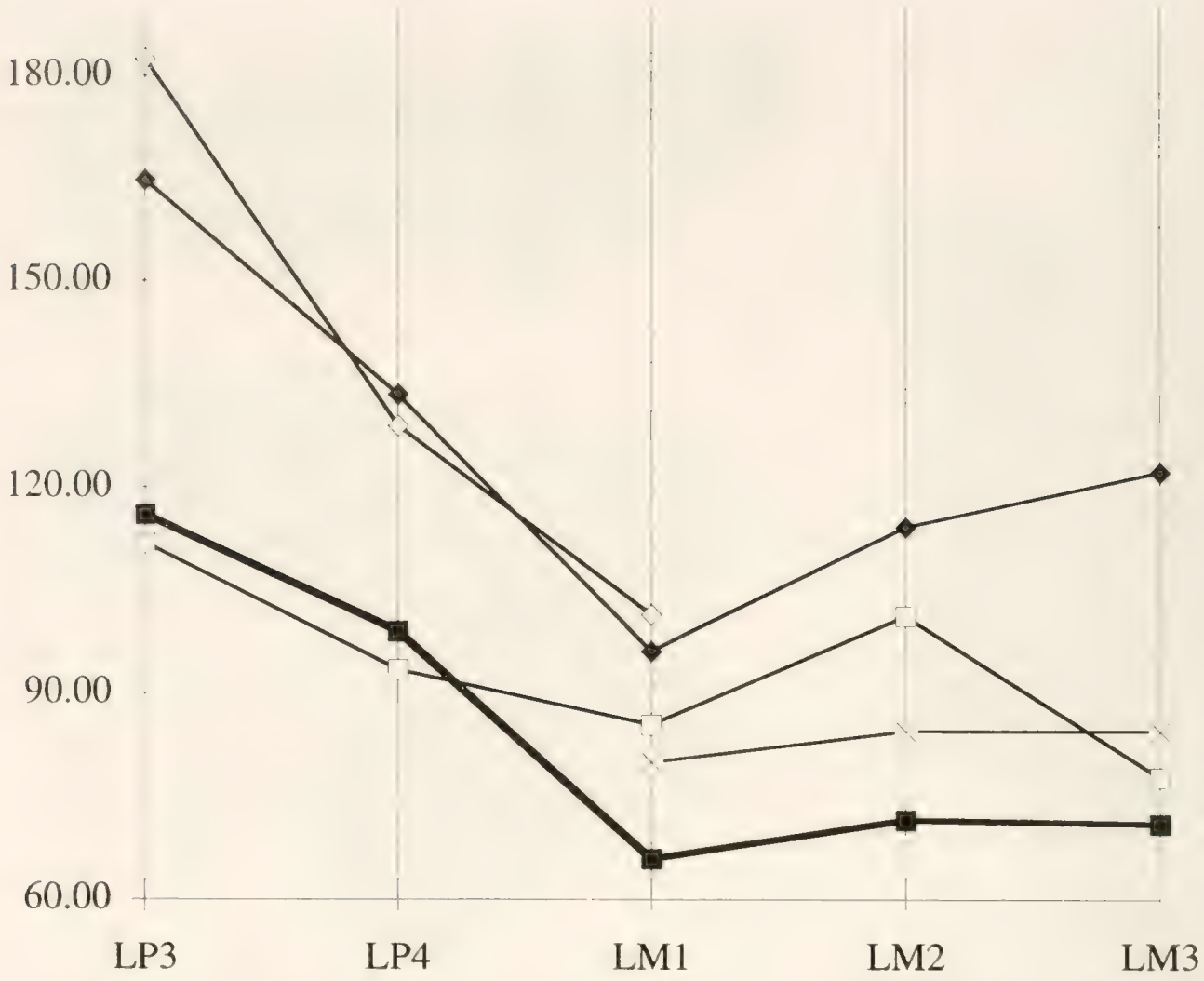
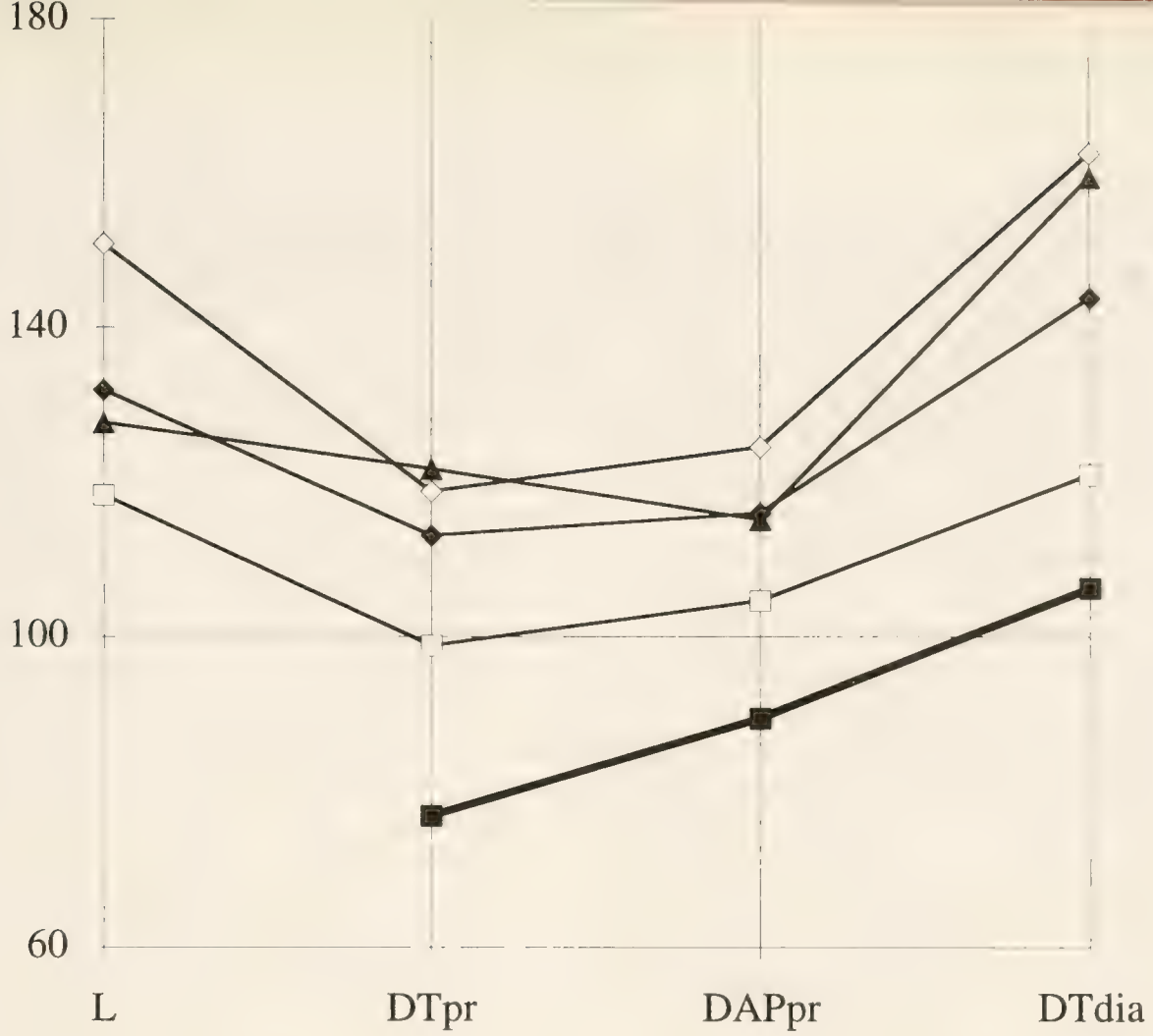
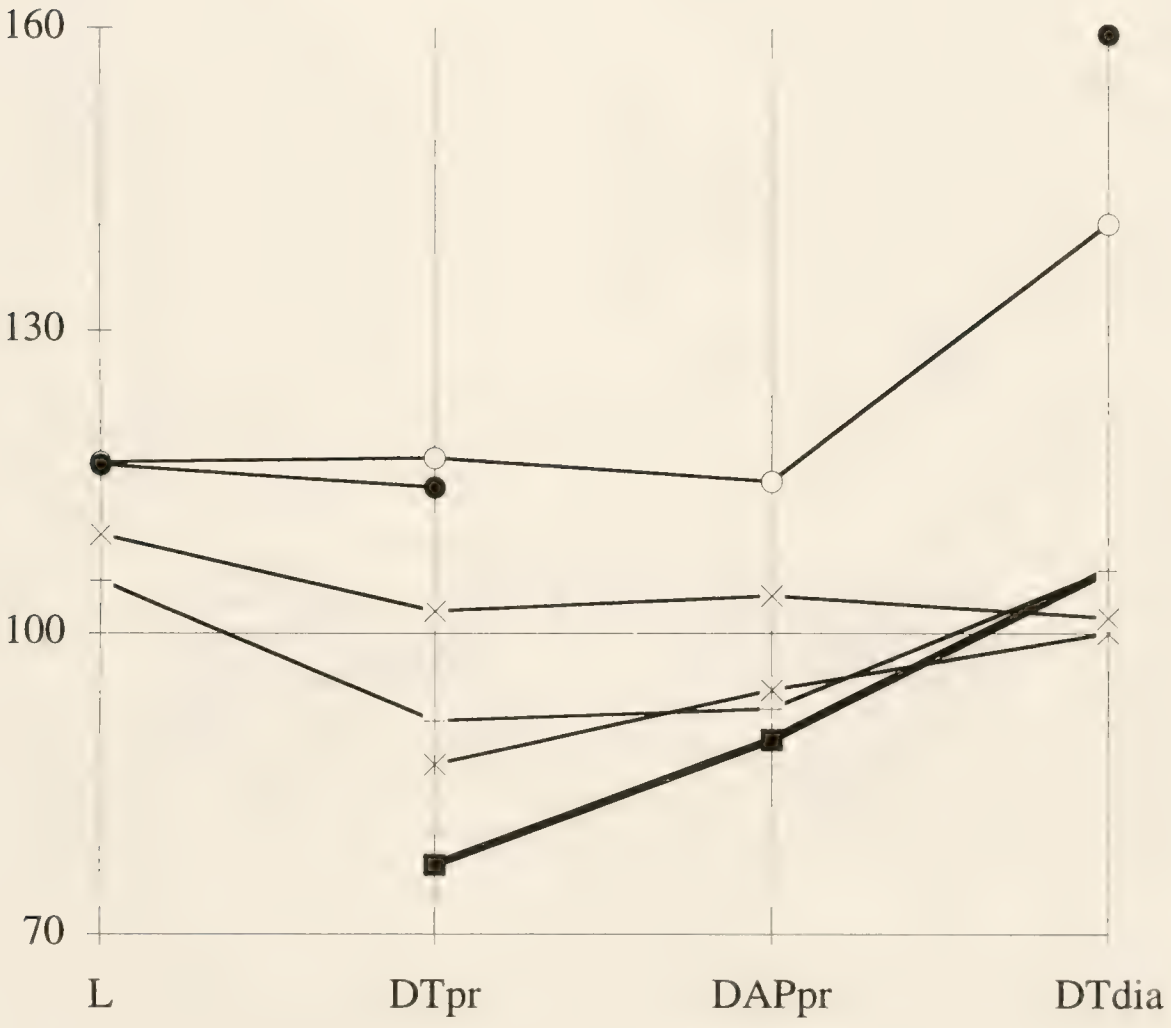


Fig. 20: Percentage ratio diagram comparing the teeth dimensions of several Plio-Pleistocene camelids. Standard= *Camelus bactrianus* (data from LESBRE 1900).
■ *Paracamelus* cf. *alutensis* from Sarikol Tepe, Turkey
◆ *P. gigas* (data from ZDANSKY 1926)
✧ *P. gigas* from Nihowan, China (data from TEILHARD & TRASSAERT 1937)
❑ *P. alexejevi* (data from KHAVESON 1954)
✖ *Camelus dromedarius* (data from LESBRE 1900)

also referred to *Paracamelus* sp. (PICKFORD et al. 1995 and KHAVESSON 1954, respectively). *Camelus knoblochi* BRANDT (in NEHRING 1901) and *C. ferus* PREWALSKI 1883, are considered to be of subspecific value, referred to the species *C. bactrianus* (KHAVESSON 1968). The camels from the faunal complex of Siwaliks (Pakistan-India) are also problematic; according to MATTHEW (1929) *C. sivalensis* FALCONER & CAUTLEY 1836 presents clear similarities with the extant species *C. bactrianus*.

Fig. 21: Percentage ratio diagram comparing the metatarsal dimensions of several Plio-Pleistocene camelids. Standard and symbols as in Fig. 18 and:
❍ *Camelus bactrianus knoblochi*, type (data from BOULE et al. 1928)
● *C. b. knoblochi* from Ordos, China (data from BOULE et al. 1928)
✚ *C. b. ferus* (data from KHAVESON 1954)
❊ *Paracamelus praebactrianus* (data from KHAVESON 1954)
▲ *P. gigas* from Choukoutien (data from YOUNG 1932)


180
140
100
60
L
DTpr
DAPpr
DTdia


160
130
100
70
L
DTpr
DAPpr
DTdia

The definition of the genus *Paracamelus* was for a long time open. Teilhard & Trassaert (1937), studying *P. gigas* from Nihowan and Shansi summarized some generic (?) characters and concluded that "... the validity of the species and of the genus are fully confirmed, so far as these are based on the large development of the third premolar and some definitive characters of the metapodials (shape of the proximal facets of metacarpal, deep groove of the proximal process of metatarsal etc.). But on the other hand the presence of caniniform first premolar (regarded as absent by Zdansky 1926) is unquestionably proved". Finally Khavesson (1954, 1968) gave a relatively complete diagnosis of both *Paracamelus* and *Camelus* (Fig. 20, 21).

The reduced length of P4, the reduced or even absent P3, the strong presence of cement, the less developed pillars of upper molars and their significantly wider dimensions, the weak metastyle of M3 and of course the absence of p3 clearly distinguish the recent camels from the studied one (Lesbre 1900 and pers. obs.). Moreover, both living species (*C. bactrianus* and *C. dromedarius*) are clearly larger than the Sarikol Tepe form (Fig. 20). The late Pleistocene *C. bactrianus knoblochi* differs by its larger size (Figs. 20, 21a), the reduced upper premolar row; compared to the molars, and the strong anteroposterior development of the metatarsal's proximal part of diaphysis (Nehring 1901; Boule et al. 1928). The presence of a well developed P3, the eventual presence of a p3 (SGT-43), the strong styles and pillars on the upper molars and the absence of cement, as well as the morphology of the metatarsal, approach the Sarikol Tepe form to the genus *Paracamelus* (Zdansky 1926; Teilhard & Trassaert 1937; Khavesson 1954).

In comparison to the known species of *Paracamelus*, the Sarikol Tepe camel is significantly smaller than *P. gigas* and even smaller than *P. alexejevi* (Fig. 20, 21b). The morphology of the studied upper toothrow is very similar to that of *P. gigas* and *P. alexejevi*, but both species present a shorter upper premolar row comparatively to the molars. As far we know about *P. praebactrianus*, it seems to be of a similar size with the studied form (similar dimensions of the metatarsal, Fig. 21b) but the validity of this species is questionable.

The dimensions of the Sarikol Tepe camel fit also well with those of *P. alutensis*. Unfortunately the species is only known by its mandible and therefore a detailed comparison is impossible. Nevertheless, the length p3–p4 of *P. alutensis* is 33–35 mm (data from Khavesson 1954), i.e. very close to the studied one. The length of m1 is 27 mm in the worn specimen SGT-43 versus 31 mm in *P. alutensis*. Moreover both *P. alutensis* and Sarikol Tepe camel present a very low horizontal ramus. The p4 of *P. alutensis* has a well developed hypoconid, as at Sarikol Tepe, while *P. alexejevi* lacks this feature.

According to the available data, the Sarikol Tepe camel corresponds to a small representative of *Paracamelus*. A restricted number of morphological features approach it to the insufficiently known *P. alutensis*. This species was firstly described from the early Pleistocene deposits of Oltet Valley in Romania (Stefanescu 1910); camel remains from the early-middle (?) Pliocene locality of Liventsovka in Russia were also referred to this species (Baigusheva 1971). The middle Pliocene *P. kuljenensis* from Russia is probably a younger synonym. The small "*C. antiquus*" from Siwaliks (characterized by a shallow mandible, smooth enamel, small goat fold and displacement of the inner wall on the molars) probably belongs to the same group of small camelids, to which may be included the Camelidae gen. indet. from Choukoutien (Young 1932). Thus, the chronological extension of *P. alutensis* covers the entire Villafranchian. According to Khavesson (1954, 1968) this group of "dwarf" camelids is originated from the *P. alexejevi-P. gigas* lineage, from which it was separated at the end of early Pliocene.

Family Bovidae GRAY 1821

cf. *Pliotragus* KRETZOI 1941
(Figs. 22, 23F, Tab. 3)

M a t e r i a l : M3, SGT-42 (L= aprx 30, Want=19); p3 dex, SGT-47 (L=16.2, W=10.9); p4 dex, SGT-48 (L=19.1, W=12.2); distal part of tibia, SGT-11,13,14 (DTdistal= 45-51, DAP distal=35-38)

Description and comparison:

The posterior lobe of the single upper molar – probably a M3 – is broken. The para- and mesostyle are well projected labially, while the metastyle is strong, directed distally. The paracone rib is well marked and the protocone is angular lingually. The two lobes are fused from the first stage of the wear. A well developed central islet is present in occlusal view.

The specimens SGT-47 and 48 probably belong to the same individual. p3 has a well developed parastylid, separated clearly from the paraconid. The latter one is directed distally with a clear tendency to close the second valley, just above the base of the crown. The metaconid is robust, directed distally, but it rests free from the entoconid-entostylid complex. Both entoconid and entostylid are fused, forming a well developed disto-lingual stylid. A rudimentary hypoconid appears in the disto-labial angle of the tooth. A shallow, vertical furrow separates hypoconid from protoconid. The p4 is totally molarized with well developed parastylid. The continuous lingual wall presents a relatively deep furrow between the well

Table 3: Comparison between cf. *Pliotragus* from Sarikol Tepe (Turkey) and other related Plio-Pleistocene genera (data from DUVERNOIS & GUERIN 1989; KOSTOPOULOS 1998 and pers. data)

	cf. *Pliotragus* SGT	*Pliotragus*	*Gallogoral*	*Procamptoceras*
	n=1	n=5	n=10	n=2
p3 LxW	16.2 x 10.9	(14-15.5)x(12-13.5)	(14-15.2)x(8.5 x9.5)	12 x 8.5
p4 LxW	19.1 x 12.2	(16-19.5)x(10-13)	(14.5-18)x(9-10)	10.8 x 7.3
				Gazellospira
Tibia	n=3	n=1	n=6	n=2
DTistal	45-51	48	39-43.5	37-42.5
DAPdistal	35-38	32	31-36	29-32

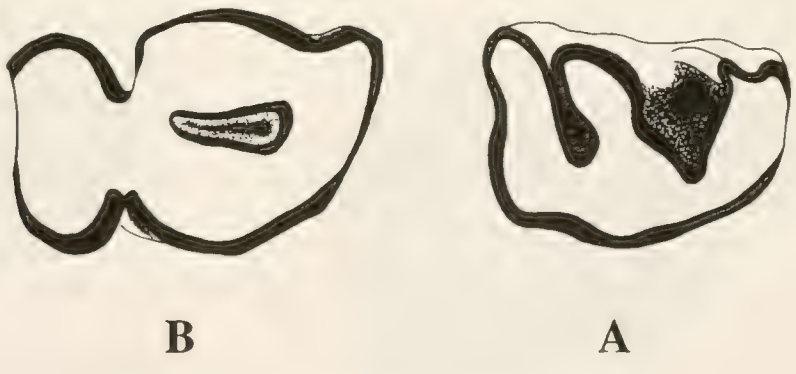


Fig. 22: cf. *Pliotragus* from Sarikol Tepe, Turkey. A: p3; B: p4.

curved rib of metaconid and the entoconid. On the labial face, the protoconid and hypoconid are equally developed and separated by a deep furrow (Fig. 22, Tab. 3).

The morphology as well as the dimensions of the teeth fit pretty well to those of *Pliotragus* (Tab. 3, Fig. 22) (Duvernois & Guerin 1989). The premolars of *Procamptoceras* and *Gazellospira* are clearly smaller (Tab. 3), while those of *Gallogoral* present several morphological differences comparatively to the studied form: the p3 of *Gallogoral* has a less developed paraconid, clearly distinguished hypoconid and a metaconid connected with the entoconid from the first stage of wear; *Gallogoral*'s p4 is less molarized with open third and fourth valleys, until an advanced stage of wear (Guerin 1965; Duvernois & Guerin 1989; Kostopoulos 1998). The available dimensions of the tibia (Tab. 3) show that *Gazellospira* is clearly smaller, while *Gallogoral* presents a narrower distal epiphysis, comparatively to the Sarikol Tepe specimens and *Pliotragus*. Since this genus is not yet well defined and the studied material is poor, we prefer to refer the studied form to cf. *Pliotragus*. (Fig. 23).

Genus *Gazellospira* Pilgrim & Schaub 1939

Gazellospira cf. *torticornis* (Aymard 1854)
(Fig. 23A–C, Tab. 4)

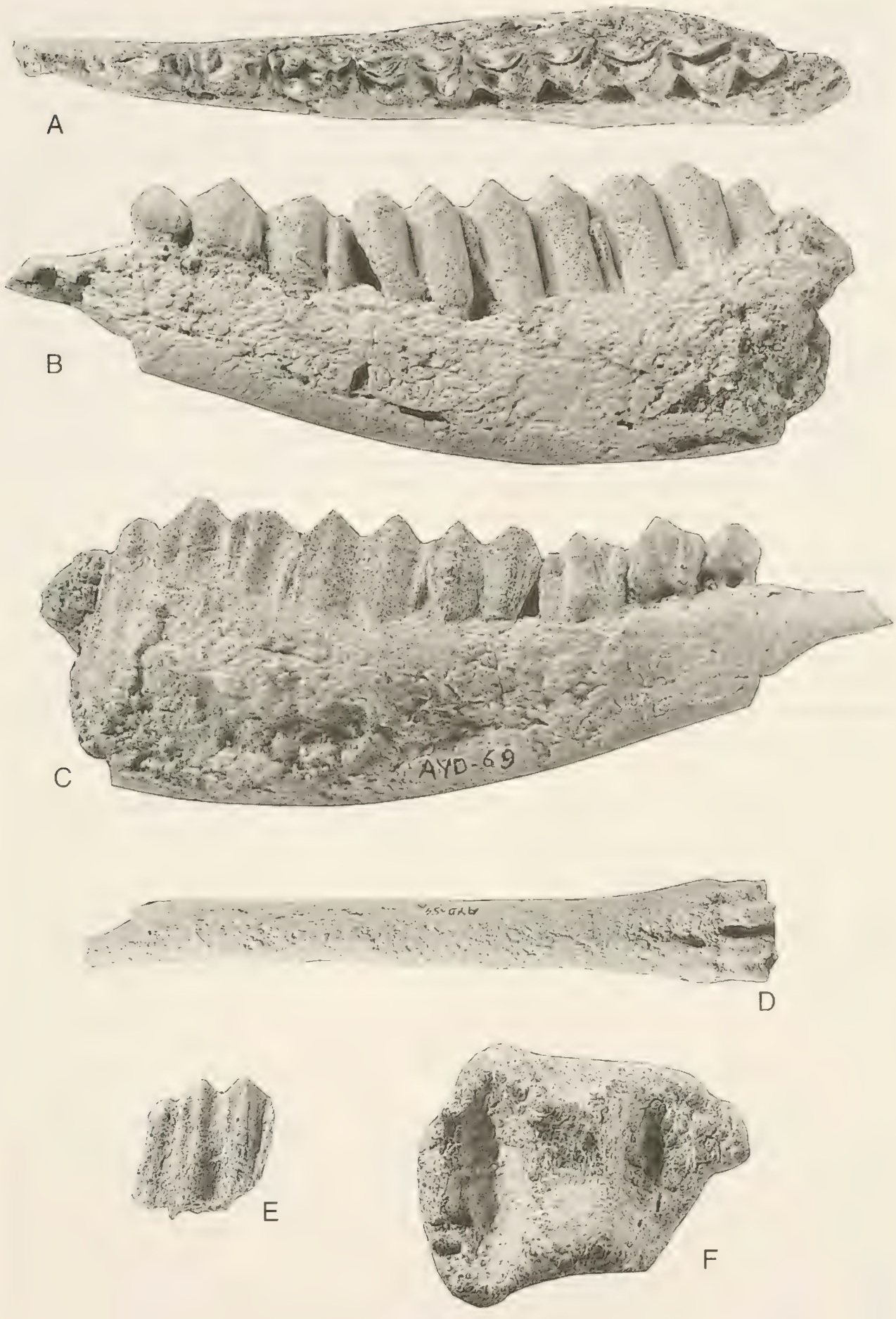
Synonyms: 1991. cf. *Spirocerus* sp., Sen, p. 251

M a t e r i a l : left mandibular ramus with p2-m3, SGT-69 (p2: L=8.8, W=5.96; p3: L=12.46, W=7.05; p4: L=13, W=8.6; m1: L=17.8, W=10.9; m2: L=20.6, W=10.9; m3: L=28.5, W=9.9); partly destroyed astragalus, SGT-53 (Height=42.9, DTdistal=27.1)

Description and comparison:

The height of the horizontal ramus between p4–m1 is 24.7 mm with corresponding breadth of 15.5 mm. The second lower premolar has a short but well developed parastylid. The entoconid is separated from the entostylid in the first stage of wear. The metaconid is convex lingually. A rudimentary hypoconid is present. The parastylid of p3 is well separated from the paraconid, which is stronger and vertical to the anteroposterior axis of the tooth. The elongated metaconid is flat lingually, directed backwards and, in the present stage of wear it covers the entoconid. The latter one is more or less square in occlusal view and vertical to the anteroposterior axis of the tooth. It is distinguished from the less developed entostylid through a relatively deep furrow, which rests visible until the base of the crown. The third valley is closed, forming a fossette. A rudimentary, angular hypoconid is present. Both the paraconid and the parastylid of p4 are well developed and largely separated from one another. The paraconid presents a flat linguall wall, directed backwards, with a clear tendency to be fused with the metaconid; nevertheless, the second valley rests open until the middle of the crown's height. The metaconid is elliptical with flat lingual face and is directed mesially. A rudimentary, low, accessory stylid appears between the paraconid and metaconid. The entoconid is well developed, although fused with the metaconid, forming a continuous lingual wall between them. The third valley is shallow and furrow-like. The entostylid is less developed than the entoconid and both are

Fig. 23: A-C: *Gazellospira* cf. *torticornis* from Sarikol Tepe, Turkey; mandible, SGT-69, A: occlusal, B: labial and C: lingual view.
D-E: *Gazella* sp. from Sarikol Tepe, Turkey; D: part of MtIII-IV, SGT-54; E: m3, SGT-46, lingual view.
F: cf. *Pliotragus* from Sarikol Tepe, Turkey; distal part of tibia, SGT-11, distal view.
Scale: A-C, E-F 4/5 natural size; D= 3/5 natural. size.


A
B
C
AYD-69
D
E
F

rapidly fused, forming a closed fossette. The hypoconid is angular, well developed and separated from the protoconid by a deep labial furrow. The molars have a weak parastylid and a well marked rib of metaconid and entoconid. The metastylid is visible only in the upper part of the m3's crown. All the molars bear a strong goat fold. The third lobe of m3 is formed by a single tubercle, which is marked distally by a weak stylid.

This medium sized antelope presents clear affinities to the Plio-Pleistocene group of twisted-horn antelopes *Gazellospira* and *Spiroceros*. The distinction between the several species referred to these genera is mainly based on the horn-core morphology and dimensions, although the material is often too scarce for a certain comparison. In regard to the lower teeth morphology, all the above mentioned forms present three stable characters: primitive p3 sometimes with closed talonid, tendency for molarization in p4, well developed goat fold on the molars. The systematic value of some additional characters such as the presence of accessory external stylids (ectostylid) seems questionable. The studied mandible preserves all the above mentioned significant morphological features. In comparison to *Spiroceros kiakhtensis* from Sjarra-osso-gol, China (Boule et al. 1928) the studied form is differentiated by its longer premolar row compared to the molars (Tab. 4) and by the less molarized p4, and its missing ectostylid. *Spiroceros peii* from Choukoutien, China (Young 1932) has a less developed goat fold than the Sarikol Tepe form, a more developed hypoconid and entoconid on p3, a less developed entoconid on p2 and a shorter premolar row compared to the molars (Tab. 4). *S. wongi* from Nihowan, China (Teilhard & Piveteau 1930) presents strong ectostylids and shorter premolar row than the Sarikol Tepe form (Tab. 4). The morphology of *Gazellospira torticornis* seems to fit well with that of the studied mandible (Pilgrim & Schaub 1939, Duvernois & Guerin 1989). As a matter of fact, the morphology and dimensions of the Roccaneyra mandible (Rn 129), described and figured by Pilgrim & Schaub (1939) are identical to those from Sarikol Tepe, especially in respect to some peculiar characters such as the structure of p3's metaconid, the degree of molarization in p4 and the development of the goat fold on m3 (Tab. 4).

Table 4: Comparison between the Sarikol Tepe (Turkey) *Gazellospira* and other related Plio-Pleistocene forms from Eurasia (data from Pilgrim & Schaub 1939; Duvernois & Guerin 1989; Boule et al. 1928; Young 1932; Teilhard & Piveteau 1930).

	Gazellospira SGT	*G. torticornis* Roccaneyra Rn129	*Spiroceros peii* Sangan-ho	*S. kaihtensis* Sjara-ossogol	*S. wongi* Nihowan
Lp2-m3 (1)	101.5	107	100	122	101-113
Lp2-p4 (2)	34.8	37	29	36	32.5-35.5
Lm1-m3 (3)	66.24	72	71	86	66-78
		(Coupet=61.5 Senèze=69.0)			
Index (2)/(3) x 100	52.53	51.3	40.8	41.8	45.5-49.2

The reduction of the premolar row seems to be a useful character for the distinction between *Spiroceros* and *Gazellospira*. Thus, and according to the available data, *Gazellospira* is characterized by a more elongated (and therefore primitive?) premolar row comparatively to the molars, than *Spiroceros*. In the three species of *Spiroceros* mentioned above, the index "Lp2-p4 x 100/ Lm1-m3" is smaller than 45 (with the exception of Nihowan spec. 2 of Teilhard & Piveteau 1930, in which this index is 49.2), while in *Gazellospira torticornis* from Roccaneyra as well as in the studied specimen, this index is larger than 50 (Tab. 4).

Genus *Gazella* Blainville 1816

Gazella sp.
(Fig. 23D-E)

Synonym: 1991. *Gazella* sp., Sen, p. 251

Material: Horn-core base, SGT-38 (DT base=22, DAPbase=35); horn-core fragments, SGT-39, 40; M1/2 very worn, SGT-45 (L= aprx 13, W=8.2); m3, SGT-46 (L=19.26, Want=7.84, Wpost=7.82); distal part of McIII+IV, SGT-54 (DTdiaphysis=12.94, DAPdiaphysis=12.22, DTdistal-art.=21.35, DAPdistal =16.25)

Description and comparison:

The horn-core is inserted above the orbit and its length could be estimated as 150 mm. The pedicle is short with a shallow and rounded postcornual groove. Relatively deep longitudinal grooves run along its surface. The cross-section is oval at the base, becoming rounded to the top. The index "DTbase x 100 / DAPbase" is about 63. From the available fragments it seems that the horn-cores were slightly curved posteriorly. The stylids of the lower third molar and especially the parastylid are well developed. The morphology of the distal part of the metacarpal (well developed keels, parallel lateral borders) rather indicates an open country inhabitant.

Although the material is insufficient for a certain comparison and conclusion, there is no doubt about its attribution to the genus *Gazella*. The dimensions of the preserved horn-core basis are similar to those of *Gazella borbonica* from Europe. The short pedicle and the shallow postcornual groove of the studied form indicate also similarities with *G. borbonica*. However, the horn-cores of the latter species are more elongated, more strongly curved backwards and smoothly grooved. Several morphological features of the Sarikol Tepe form, such as the short horn-cores, the presence of deep longitudinal grooves, the small post-cornual fossae and the weak curvature remind those of the newly erected species *G. emilii* Bouvrain 1998 from the lower Pliocene locality of Çalta. Their size is also comparable. Another species of similar morphology and dimensions is *Gazella bouvrainae* (Kostopoulos 1996) from several late Pliocene localities of Greece (Kostopoulos & Athanassiou 1997). Bouvrain (1998) distinguished *G. emilii* from *G. bouvrainae* on the basis of the absence of deep grooves in the horn-cores of the type specimen of the latter species (locality Gerakarou, N. Greece), as well as the shorter premolar row and the less developed metapodials. Nevertheless, *G. bouvrainae* and *G. emilii* could be considered as members of the same gazelle group, in which could be probably included the Sarikol Tepe form.

Bovidae gen. & sp. indet.

Material: m3, SGT-49 (L= -, Want=8.1, Wpost=7.45)

This m3 on which the talonid is totally broken, is comparable in size to the above described gazelle. Nevertheless, its parastylid is stronger, and it has a well developed goat fold. These two features allow us to distinguish it from *Gazella* sp. of the same locality.

3. Conclusion

The locality of Sarikol Tepe yielded remains of nine species of large mammals and one rodent. Although poor in number of specimens and taxa, the Sarikol Tepe fauna can allow quite certain biochronologic conclusions. *Borsodia* has a vast geographic distribution; it is present in the late

Pliocene – early Pleistocene (early Villanyian-early Biharian) faunas of Eurasia, covering the area between northern China and central/northwestern Europe (Tesakov 1993). The metrical and morphological features of the Sarikol Tepe form are closer to those of the "intermediate stage", indicating a late Villanyian (late Pliocene) age. The presence of the genus in the late Villanyian of Turkey is also mentioned by Ünay & Bruijn (1998). A form close to *Borsodia* is also referred from the latest Pliocene locality of Gerakarou in northern Greece (Koliadimou 1996).

Pliohyaena perrieri appears in the early Villafranchian (MN16 or even top of MN15) of southern Europe and lasts until the late Villafranchian (top of MN 17: localities Senèze-France, Gerakarou-Greece, Slivnitsa-Bulgaria; Howell & Petter 1980, Koufos 1992, Spassov 1998). At the beginning of Pleistocene (locality Olivola-Italy) the species is replaced by the more advanced *P. brevirostris*. *P. perrieri arambourgi* from Sarikol Tepe, though its particular characters, seems to be more evolved than *P. perrieri* from Gülyazi-Turkey (top of MN 16; Sen & Leduc 1996) and closer to the later European representatives of the species, allowing it to be of late Pliocene (late Villafranchian – top of MN 17) age. The species was also mentioned from the latest Pliocene (top of MN 17) locality of Kamisli, Turkey (Sickenberg et al. 1975, Sen & Leduc 1996).

Eucyon is a newly erected late Turolian-Villafranchian genus, with a great geographic distribution (Tedford & Qiu 1996). The Sarikol Tepe form presents clear similarities with the Odessa Catacombs *Eucyon odessanus*, whose age determination is quite obscure. Nevertheless, Sickenberg et al. (1975) listed *Canis* (s.l.) *odessanus* from Gülyazi (Turkey), indicating the presence of this species in the Villafranchian of Turkey. In the more recent (late Villafranchian) localities of Kamisli and Sögütünü a form close to *Canis etruscus* appears (Sickenberg et al. 1975).

Equus stenonis is a common Villafranchian species, present in most of the south European localities but also in Kazakhstan, Siberia and China (Azzaroli 1990). The Sarikol Tepe form appears closer to the middle-late Villafranchian subspecies of Europe (*E. s. vireti* from St. Vallier, France and *E. s. stenonis* from Olivola and Matasino, Italy), indicating a similar age. As regards to equids, the Sarikol Tepe fauna seems more advanced than that of Gülyazi, where *Hipparion* cf. *crusafonti* is recorded (Sickenberg et al. 1975). *Equus stenonis* is mentioned from the late-latest Pliocene Turkish localities of Kamisli and Sögütünü; nevetheless, in the latter one it is associated with *Hipparion* (Sickenberg et al. 1975).

The twisted-horned antelope *Gazellospira* is another common Villafranchian genus, covering the entire Eurasia. In Turkey, the genus is probably present in the late Ruscinian localities of Çalta and Akçaköy (Sickenberg et al. 1975, Bouvrain 1998), while in the younger faunal assemblages, a form referred to *Spiroceros* appears (Sickenberg et al. 1975). The Sarikol Tepe *Gazellospira* presents some particular features which are also observed in the Roccaneyra (France) form, dated to the beginning of middle Villafranchian (base of MN 17).

Although insufficiently known and usually confused, *Pliotragus* is a typical Villafranchian genus, known from several European localities. Its presence has never been mentioned in Turkey but it occurs in the late Pliocene faunas of Romania and Bulgaria (Duvernois & Guerin 1989, Spassov 1998).

The presence of *Gazella* in Sarikol Tepe does not bring any biochronologic information. The genus dissappears in the late Villafranchian localities of western Europe but it is still present in the Balkans area (Kostopoulos & Athanassiou 1997) and also probably in Turkey during the middle-late Villafranchian: it is referred from Gülyazi and Sögütünü (Sickenberg et al. 1975). In the faunal assemblage of Gülyazi two species are present: *Gazella borbonica* and another form referred by Sickenberg et al. (1975) to "*Gazella*" cf. *sinensis*. We suppose that this second species is more similar to the "*G. emilii* – *G. bouvrainae* group", in which the

Sarikol Tepe form could also be placed. The coexistence of these two faunal elements was already mentioned in the middle Villafranchian locality of Sesklo (Greece; KOSTOPOULOS & ATHANASSIOU 1997).

Paracamelus cf. *alutensis* is a particular faunal element of the Sarikol Tepe assemblage. This small camel has been previously considered as an early Pleistocene form. Nevertheless it is present in the locality of Livenzovka (Western Russia, MN 16; BAIGUSHEVA 1971), indicating a more vast chronological distribution. According to the available data, *Paracamelus* seems to be a common element in the Villafranchian faunas of Turkey: it is also present at Gülyazi (*P.* cf. *alexejevi*) and Sögütünü (*Paracamelus* sp.) (SICKENBERG et al. 1975). On the contrary, it has never been mentioned from the Villafranchian of the southern Balkan area (Yugoslavia, Bulgaria, Greece), while it is present in the early Pleistocene of Romania.

Taking into account the above mentioned observations, a late Pliocene (MN 17) age could be proposed for the Sarikol Tepe locality. As regards the local succesion of mammalian faunas, the Sarikol Tepe assemblage could be placed between those of Gülyazi (top of MN 16) and Kamisli, Sögütünü (top of MN 17). It must be noted that the Sarikol Tepe fauna is the first one of this age to be described from Turkey. Moreover, its correlation with the Sinap stratigraphic section and faunal succession increases its significance for the mammalian chronology in Anatolia.

A paleoecological approach seems also to be difficult because of the limited number of taxa and individuals recorded at Sarikol Tepe. The faunal assemblage is rather characterized by the presence of steppe elements such as *Borsodia*, *Paracamelus* and *Gazella*. Nevetheless, *Gazella* and *Gazellospira* are also reported from more closed environments of the "savannah woodland" type. On the other hand cf. *Pliotragus* may be a signal for the presence of "high plateaux" biotopes, while the metapodial structure of *Equus stenonis* rather indicates a soft ground. The exceptional absence of Cervidae is obviously due to the poor material rather than to ecological reasons. Faunas of similar age from the neighbouring areas indicate an environmental mosaic of the present type "savannah woodland", which seems also possible for the Sarikol Tepe case.

4. Acknowledgements

Thanks to the interest of E. Heintz for Villafranchian mammal faunas, the 1972 excavation at Sarikol Tepe has been undertaken by him with the participation of L. Ginsburg and M. Gürbüz. The Mineral Research and Exploration Institute of Turkey (MTA) authorized this excavation, and the Museum National d'Histoire Naturelle provided the financial support. M. Fortelius, L. Ginsburg, G.D. Koufos, G. Petter and N. Sarica helped with their suggestions and lent some comparative material and papers. Ekrem Sen allowed us to study some carnivore remains from the MTA collections. The photographs are the works of D. Serrette. We are grateful to all of them.

5. References

ADROVER, R.; MORALES, J. & SORIA, D. (1976): Hallazgo de "*Hyaena donnezani*" Viret en La Galera II, Caldehuela, Provincia de Teruel. – "Teruel", **55–56**: 189–205, Teruel.

ARAMBOURG, C. (1979): Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord: 1–141, Paris (Ed. Fondation Singer-Polignac).

AZZAROLI, A. (1982): On Villafranchian palearctic equids and their allies. – Paleontographia Italica, **42**: 74–97, Pisa

AZZAROLI, A. (1990): The genus *Equus* in Europe. – in: LINDSAY E.H., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds): European Neogene Mammal Chronology: 339–356, NATO ASI series, **A 180**, New York (Plenum Press).

Baigusheva, V. S. (1971): Fossil Theriofauna of the Liventzovka sand-pit. – in: "Materialy po faunam Antropogena SSSR". Trudy Zoologiceskaya Instituta, Akademia Nauk, **49**: 5–29, Moscow (in Russian).

Ballesio, R. (1963): Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, **9**: 1–129, Lyon.

Bonifay, M.-F. (1971): Carnivores quaternaires du sud-est de la France.– Mémoires Museum national Histoire naturelle, **21** (2): 1–377, Paris.

Bonis, L. d. 1976. Un Félidé à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les Félinés machairodontes. – Annales de Paléontologie (Vert.), **62**(2): 159–198, Paris.

Boule, M. (1901): Révision des espèces européennes de *Machairodus*. – Bulletin de la Société géologique de France, **4**(1): 551–573, Paris.

Boule, M.; Breuil, H.; Licent, E. & Teilhard, P. (1928): Le paléolithique de la Chine. – Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, Mémoire **4**: 1–138, Paris.

Boeuf, O. (1986): L' Équidé du site villafranchien de Chillac (Haute-Loire, France). *Equus stenonis guthi* n. ssp. – Annales de Paléontologie, **72** (1): 29–67, Paris.

Bouvrain, G. (1998): Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 10. Bovidae.- Geodiversitas, **20** (3): 467–485, Paris.

Duvernois, M.-P. & Guerin, C. (1989): Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. – Geobios, **22** (3): 339–379, Lyon.

Eisenmann, V. (1979): Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). – Geobios, **12** (6): 863–886, Lyon.

Eisenmann, V. (1980): Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels. Crânes et dents supérieures. – Cahiers de Paléontologie: 1–186, Paris.

Eisenmann, V.; Alberdi M.T.; Giuli C. de & Staesche U. (1988): Methodology. in: Woodburne M. & Sondaar P. (eds.): Studying fossil horses: 1–70, Leiden (Brill).

Fabrini, E. (1890): I *Machairodus* (*Meganthereon*) del Valdarno superiore. – Bolletino del R. Comitato Geologico, Roma, **3/4 & 5/6**: 1–43, Rome.

Ficcarelli, G. (1979):. The Villfranchian machairodonts of Tuscany. – Palaeontographia Italica, **41**: 17–26, Pisa.

Ficcarelli, G. & Torre, D. (1970): Remarks on the taxonomy of hyaenids.– Palaeontographia Italica, **36**: 13–33, Pisa.

Forsten, A. (1998): The fossil horses (Equidae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventzovka near Rostov-Don, Russia.– Geobios, **31** (5): 645–657, Lyon.

Ginsburg, L. (1998): Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. carnivores.– Geodiversitas, **20** (3): 379–396, Paris.

Giuli C. de (1972): On the type form of *Equus stenonis* Cocchi.– Paleontographia Italica, **38** (n.s.): 35–49, Pisa.

Guerin, C. (1965): *Gallogoral* (nov. gen.) *meneghinii* (Rütimeyer, 1873) un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. – Documents du Laboratoire de Faculté des Science de Lyon, **11**: 1–353, Lyon.

Harrison, J. A. (1985): Giant camels from the Cenozoic of North America. – Smithsonian Contributions to Paleobiology, **57**: 1–29,Washington.

Howell, F.-C. & Petter, G. (1980): Les lignées de *Pachycrocuta* et *Hyaena* (Hyaenidae, espèces Plio-Pleistocènes et actuelles). Leur rélations avec les Ictithères Miocènes: *Palhyaena* et *Hyaenictitherium*.– Geobios, **13** (4): 579–623, Lyon.

Kappelman, J.; Sen, S.; Fortelius, M.; Duncan, A.; Alpagut, B.; Crabaugh, J.; Gentry, A.; Lunkka, J.P.; McDowell, F.; Solounias, N.; Viranta, S. & Werdelin, L. (1996): Chronology and biostratigraphy of the Miocene Sinap Formation of central Turkey. – in: R.L. Bernor, V. Fahlbusch & H.W. Mittmann (eds.): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: 78–95, New York (Columbia University Press).

Khavesson, J. (1954): Tertiary camels from the oriental hemisphere. – Trudy Paleontolog. Institut, Akademija Nauk SSSR, **47**: 100–162, Moscow (in Russian).

Khavesson, J. (1968): Camelidae. – in: Orlov, J. A & Gromova V. (eds): Funtamentals of Paleontology **13**, Jerusalem Israel Program for Scientific Translations: 494–501, Jerusalem.

Koliadimou, K. (1996): Paleontological and biostratigraphical study of the Neogene/ Quaternary micromammals from Mygdonia basin. – Dissertation Thesis, University of Thessaloniki: 1–360 (in Greek, unpublished), Thessaloniki.

Kostopoulos, D. S. (1998): The Plio-Pleistocene Artiodactyls from Macedonia (Greece): 2. The fossiliferous locality of Volakas (Volakas basin, Drama, NE Greece). – Paleontologia i Evolucio, **30–31**: 83–92, Sabadell.

Kostopoulos, D. S. & Athanassiou, A. (1997): Les gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh. **205**, (3): 413–430, Stuttgart.

Koufos, G. (1992): The Pleistocene carnivores of Mygdonia Basin (Macedonia, Greece). – Annales de Paléontologie, **78** (4): 205–257, Paris.

Koufos, G. (1993): Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). – Paläontologische Zeitschrift, **67** (3/4): 357–376, Stuttgart.

Koufos, G. (1998): The canids *Eucyon* and *Nyctereutes* from the Ruscinian of Macedonia, Greece. – Paleontologia i Evolucio, **30–31**: 39–48, Sabadell.

Koufos, G. & Kostopoulos D. S. (1993): A stenonoid horse (Equidae, Mammalia) from the Villafranchian of western Macedonia (Greece). – Bulletin of the Geological Society of Greece, **28** (3): 131–143, Athens.

Koufos, G. & Vlachou, Th. (1997): *Equus stenonis* from the middle Villafranchian locality of Volax (Macedonia, Greece). – Geodiversitas, **19** (3): 641–657, Paris.

Kurten, B. & Crusafont-Pairo, M. (1977): Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). – Commentaciones Biologicae, Societa Sciences Fennica, **85**: 1–39, Helsinki.

Lesbre, F.-X. (1900): Recherches anatomiques sur les Camelidés. – Archives Museum national d'Histoire naturelle de Lyon **8**: 1–195, Lyon.

Made van der, J.; Morales, J.; Sen, S. & Aslan, F. (in press): A camel from Çoban Pinar. – in: Fortelius M., Kappelman J., Sen S. & Bernor R.L.: The Miocene Sinap Formation of Central Turkey. New York (Columbia University Press).

Matthew, W. D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. – Bulletin of the American Museum of Natural History, **56**: 437–560, New York.

Nehring, A. (1901): Ein fossiles Kamel aus Südrussland, nebst Bemerkungen über die Heimat der Kamele. – Globus, **80**, (12, 26/IX): 188–189, Berlin.

Öngür, T. (1976): Kizilcahamam, Çamlidere, Çeltikci ve Kazan dolayinin jeoloji durumu ve jeotermal enerji olanaklari. – Unpublished Report. MTA, Ankara (in Turkish).

Ozansoy, F. (1965): Étude des gisements continentaux et des mammiferes du Cénozoïque de Turquie. – Mémoire de la Société géologique de France, n.s. **44** (1): 1–92, Paris.

Pickford, M.; Morales, J. & Soria, D. (1995): Fossil camels from the upper Miocene of Europe: implications for biogeography and faunal change. – Geobios, **28** (5): 641–650, Lyon.

Pilgrim, G. E. & Schaub, S. (1939): Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocäns und ihre systematische Stellung. – Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft, **62**: 1–30, Basel.

Qiu, Z.X., (1987): Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas. – Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, A **9**: 1–110, Munich.

Rabeder, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. – Beiträge zur Palaeontologie von Oesterreich, Paläontologisches Institut der Universität Wien, **8**: 1–373, Vienna.

Rook, L. (1993): I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio.- Dissertation Thesis, University of Florence, 1–130 (in Italian, unpublished), Florence.

Schlosser, M. (1903): Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. – Abhandlungen der Mathematischen und Physikalischen Klasse der Kgl. Bayerischen Akademie der Wissenschaften, **22**, I, Munich.

Sen S., (1991): Stratigraphie, faunes de mammifères et magnétostratigraphie du Néogène de Sinap Tepe, Province d'Ankara, Turquie. – Bulletin du Museum national d' Histoire naturelle Paris, 4e sér. **12**, C, 3/4: 243–277, Paris.

Sen S., (1998): Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha. – Geodiversitas, **20** (3): 359–378, Paris.

Sen, S. & Leduc, P. (1996): Diversity of the late Neogene and Quaternary mammalian communities in the Aegean area. – Acta zoologica cracoviense, **39** (1): 491–506, Krakow.

Sickenberg O. (1972): Ein Unterkiefer des Caniden *N. donnezani* (Dep.) aus der Umgebung von Saloniki (Griech. Mazedonien) und seine biostratigraphische Bedeutung. – Annalen Naturhistorisches Museum Wien, **76**: 499–513, Vienna.

Sickenberg O.; Becker-Platen J.D.; Benda L.; Berg D.; Engesser B.; Gaziry W.; Heissig K.; Hünermann K.A.; Sondaar P.Y.; Schmidt-Kittler N.; Staesche K.; Staesche U.; Steffens P. & Tobien H. (1975): – Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. Geologisches Jahrbuch B, **15**: 1–167, Hannover.

Simionescu I. (1930): Les vertébrés pliocènes de Malusteni (Roumanie). – Academia Romana, Publ. Fond. Vasile Adanachi, vol; IV, n° XLIX: 1–69, Bulletin Sociétée Roumanienne de Géologie, **1**, Bucharest.

Soria, D. & Aguirre, E., (1976): El canido de Layna: revision de los *Nyctereutes* fosiles. – Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario, **5**: 83–114, Madrid.

Spassov, N. (1998). Varshets and Slivnitsa - new localities of Villafranchian vertebrate fauna from Bulgaria (taxonomic composition, biostratigraphy and climatochronology). – Geologica Balcanica, **27** (1–2): 83–90, Sofia.

Stefanescu, G. (1910): Le chameau fossile de Roumanie et l'ancêtre des chameaux dromadaires et du chameau sauvage d'Afrique. – Annales du Muséum géologique et paléontologique de Bucuresti, **4**: 46–70, Bucharest.

Schütt, G. (1971): Hyaenidenfunde aus dem Villafranchium der Türkei. – Mitteilungen des Geologischen Instituts der Technischen Universität Hannover, **10**: 119–140, Hannover.

Tedford, R.-H. & Qiu, Z.-X. (1996): A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. – Vertebrata PalAsiatica, **34**: 27–40, Beijing.

Teilhard de Chardin, P. & Piveteau, J. (1930): Les mammifères fossiles de Nihovan.- Annales de Paléontologie, **19**: 1–135, Paris.

Teilhard de Chardin, P. & Trassaert, M. (1937): The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of south-eastern Shansi. – Palaeontologica Sinica, n.s. **C, 1** (102): 1–69, Beijing.

Tesakov, A.S. (1993): Evolution of *Borsodia* (Arvicolidae, Mammalia) in the Villanyian and in the early Biharian.- Quaternary international, **19**: 41–45, London.

Thenius, E. (1972): Die Feliden (Carnivora) aus dem Pleistozän von Stranska Skala. – Anthropos, **20**: 121–135, Brno.

Ünay, E. & Bruijn, H. de (1998): Plio-Pleistocene rodents and lagomorphs from Anatolia. in: Kolfschoten T. van (ed.): The Down of Quaternary. – Proceedings of the SEQS-Euro-Mam Symposium, Medelingen Nederlands Instituut voor Geowetenschappen, **60**: 431–465, Amsterdam.

Young, C. C. (1932): On the Artiodactyla from the *Sinanthropus* site at Chou'koutien. Paleontologica Sinica, C, **8** (2): 1–159, Beijing.

Werdelin, L. & Solounias, N. (1991): The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. – in: Fossils and Strata, **30**: 1–104, Uppsala.

Zdansky, O. (1926): *Paracamelus gigas* Schlosser.– Palaeontologica Sinica **2**: 1–44, Beijing.

Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	39	203–217	München, 15. 12. 1999

Streufunde präquartärer Hölzer aus alpinen Regionen

Von Alfred Selmeier *)

Mit 8 Abbildungen

Kurzfassung

Auf der Schlernhochfläche, Südtiroler Dolomiten, wurden 1996 erstmals verkieselte Holzreste gefunden. Diese überraschende Entdeckung war der Anlaß für eine Zusammenstellung aller bisher bekannt gewordenen Funde von versteinerten, präquartären Holzresten aus alpinen und alpennahen Regionen. Die Hölzer stammen von 28 verschiedenen Fundstellen. Anatomisch nachweisbar sind Gymnospermen und Laubhölzer von 13 Familien.

Abstract

The present paper deals with descriptions and identifications of silicified woods from 28 localities in the Alps and northalpine regions. Recorded are silicified wood remains with Gymnosperm xylem, further Gymnosperms (Taxodiaceae, Cupressaceae) and Dicotyledons (Anacardiaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae, Icacinaceae, Juglandaceae, Lauraceae, Platanaceae, Rosaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae).

1. Einleitung

Bei einer geologisch-botanischen Bergwoche der Volkshochschule München, Kursleitung Prof. W. Jung und Dr. H. Wierer, wurde am 28. Juni 1996 die Schlernhochfläche erreicht. Frau Hannelore Wieczorek, Mitglied der naturkundlichen Abteilung der Alpenvereinssektion München, entdeckte während der Wanderung in 2440 m Höhe einige Fossilreste. Die Kursleiter identifizierten diese Funde als fossile Holzreste. In den verstreuten Gesteinstrümmern lagen etwa 40 weitere Hölzer. Sie waren von einem stark sandigen Mergelgestein und einer braungelben Muttermatrix umschlossen (Jung et al. 1998). Im spätpaläozoischen Sandsteinsockel des Schlernmassivs hatte W. Jung bereits 20 Jahre früher Fruchtzapfen, isolierte Samen und Zweige von Nadelbäumen entdeckt und beschrieben (Jung 1976, 1977).

Die vorliegende Fundortliste berücksichtigt a) versteinerte Hölzer aus den Alpen, b) versteinerte Hölzer aus der Falten- und alpennahen Vorlandmolasse. Angeführt sind unter den Publikationen nur Arbeiten, die holzanatomische Beschreibungen oder Bestimmungen enthalten. Viele Fundstellen dieser ausgewählten Publikationen liegen im fluvioglazial bedeckten

*) Prof. Dr. Alfred Selmeier, c/o Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D 80333 München.

Bereich der nördlichen Alpenrandzone. Über Fundorte und Bestimmungen fossiler Hölzer aus Österreich berichten Chichoki (1988, 1992), Reiter (1980, 1986, 1989) und Selmeier (1998). Anatomische Veränderungen und chemische Umwandlungen beim Abbau der Zellwandsubstanz fossiler Gymnospermen beschreiben Fengel,Grosser & Wegener (1973).

2. Verkieselte Holzfunde aus alpinen Regionen

Das Material der nachfolgend angeführten Holzreste (Fund- oder Handstücke, Dünnschliffe) ist, soweit noch vorhanden, in Sammlungen von Instituten und Museen deponiert oder wird bei Privatsammlern aufbewahrt. Abkürzungen: TK = Blatt-Nr. der Topographischen Karte 1 : 25000.

Adelegg

Ein Höhenrücken mit mächtigen, grobkörnigen Konglomeraten östlich Isny, Allgäu, TK 8226. Fundstelle (nach freundl. Mitt. PD Dr. H. Scholz): Kürnach-Eschacher Wald, ein orographisch rechter Seitentobel der Kürnach, nahe dem Zusammenfluß von Kürnach und Eschach. Die nächstgelegene Siedlung im Gebiet der Fossilfundstelle ist Schmidsfelden. Im Bachbett des Tobels liegen lose Gerölle aus der sog. alpinen Hochgrat-Adelegg-Schüttung (Hochgratfächer der Ur-Iller). Das Holz ist Geröll-ähnlich, länglich oval, Durchmesser ca. 10 cm; leg. Werner Kirchhofer, 1997.

Bestimmung: *Anacardioxylon steinbachense*, Anacardiaceae. Drei weitere identische Hölzer, ebenfalls Gerölle, stammen aus dem Steinbach südlich Lenggries (TK 8235/8335), aus Leitzing nördlich Bad Tölz (TK 8235), sowie aus Unterammergau (TK 8332).

Alter (Fundschicht): Tertiär, Konglomeratfazies der USM und OSM.

Literatur: Scholz 1993, 1995; Selmeier 1986.

Brandenberg

Unteres Inntal, Tirol, Österreich. Kleine braunschwarze Holzreste mit Bohrmuscheln, leg. K. Weidich, 1983.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem, Querschliff mit Scherungszonen, Gewebe desorientiert und stark abgebaut, niedrige meist 2–4–(9) stöckige Holzstrahlen, Tüpfel der Radialwände und der Kreuzungsfelder nicht mehr erhalten, daher unbestimmbar.

Alter (Fundschicht): Kalkalpine Kreide, Unterconiac, Brandenberger Gosau (Nordfazies).

Literatur: Weidich 1984.

Castellane (1)

Umgebung von Castellane, Basses Alpes, Frankreich.

Bestimmung: Gattungen der Familien Sapindaceae (1966), Rosaceae (1966), Sapotaceae (1968), Icacinaceae (1969), Hamamelidaceae (1969).

Alter (Fundschicht): Eozän.

Literatur: Grambast-Fessard 1966, 1968, 1969.

Castellane (2)

Umgebung von Castellane, Basses Alpes, Frankreich. Das 11,5 cm lange, dunkle Kieselholz ist hervorragend erhalten und konnte daher anatomisch ausführlich beschrieben werden. Ein auffallendes Merkmal sind zahlreiche Einzelkristalle in gekammerten Parenchymzellen.

Bestimmung: *Eucaryoxylon castellanii*, Juglandaceae.
Alter (Fundschicht): Nach Etikett, Eozän.
Literatur: Selmeier 1995.

Dürnbach

Oberer Teil des Dürnbachs, nordwestlich des Tegernsees, Oberbayern, TK 8236. Die Fundstelle des anhand von Dünnschliffen untersuchten Holzes liegt 1 km nördlich der Holzer Alpe, ca. 1050 m NN. Bergingenieur Hertel fand Kieselhölzer „in Form von kleineren Bruchstücken bis zu gewaltigen Stämmen von über 1 m Durchmesser" besonders in Bachgräben in einer Höhe von 800–1200 m. Entdeckt wurden 5 Fundstellen: Breitenbach 800 m, Steingraben 800 m, Rohbogen 900 m, Holzer Alpe 1200 m und Dürnbach 750–1100 m Höhe.
Bestimmung: *Ocoteoxylon tigurinum*, Lauraceae.
Alter (Fundschicht): Obere Kreide, Flysch, glimmerreiche Sandsteine.
Literatur: Schuster 1906.

Frankenmarkt

Umgebung Frankenmarkt, etwa 30 km nordöstlich von Salzburg, Oberösterreich. Das 18 cm lange Kieselholz stammt aus der umfangreichen Aufsammlung von R. Baumgartner (Pfeil & Werner 1991).
Bestimmung: *Platanoxylon* sp.
Alter (Fundschicht): Tertiär, umgelagert in glazialen Sedimenten.
Literatur: Selmeier 1996,1998.

Hausham (1)

Haushamer Grube, Kohlebergwerk bei Miesbach, Oberbayern, TK 8236/8237. Mehrfach wurden in der Grube sowie auf der Halde der Flözmolasse verkieselte Holzreste gefunden.
Bestimmung: *Glyptostroboxylon tenerum*, *Taxodioxylon* sp.
Alter (Fundschicht): Oligozän, Chatt, Cyrenenschichten.
Literatur: Pflaumann & Stephan (1968).

Hoher Ifen
Abb. 1

Hoher Ifen bei Riezlern, Allgäu, TK 8626. Die Fundstelle liegt in 1830 m Höhe, 5 m unter der verfallenen Gottesacker-Alpe. Es sind brüchig versteinerte kleine Ästchen, Durchmesser etwa 9 mm; leg. G. Gulisano, 1993. Nach J. Merbeler sind diese Holzreste, eingelagert in einem feinkörnigen Riffschuttkalk, eine „absolute Rarität".

Beurteilung: Gymnospermen Xylem mit 10 Zuwachszonen, sekundäres Xylem mit 1,2 mm Mark.

Foraminiferen, sichtbar in den Dünnschliffen der Holzfunde (det. J. Merbeler und E. Moussavian): *Nautiloculina*, *Quinqueloculina*, *Spiroloculina* und *Textularia*. Zu den bioklastischen Komponenten gehören vorwiegend porzellan- und sandschalige Foraminiferen der Familien Miliolidea, Textulariidae, Ataxophragmiidae und Lituolidae. Echinodermen- und Rudistenbruchstücke bilden den Rest der Faunenelemente. Die gesamte Fazies und die Foraminiferenfauna deutet auf Organismen, die in flachmarinen Plattformen leben. Diese flachmarinen Bereiche waren vom Oberen Barrême bis zum Unteren Apt weltweit verbreitet.
Alter (Fundschicht): Kreide, unteres Apt, oberster Schrattenkalk.
Literatur: Scholz 1995, Selmeier 1995b.

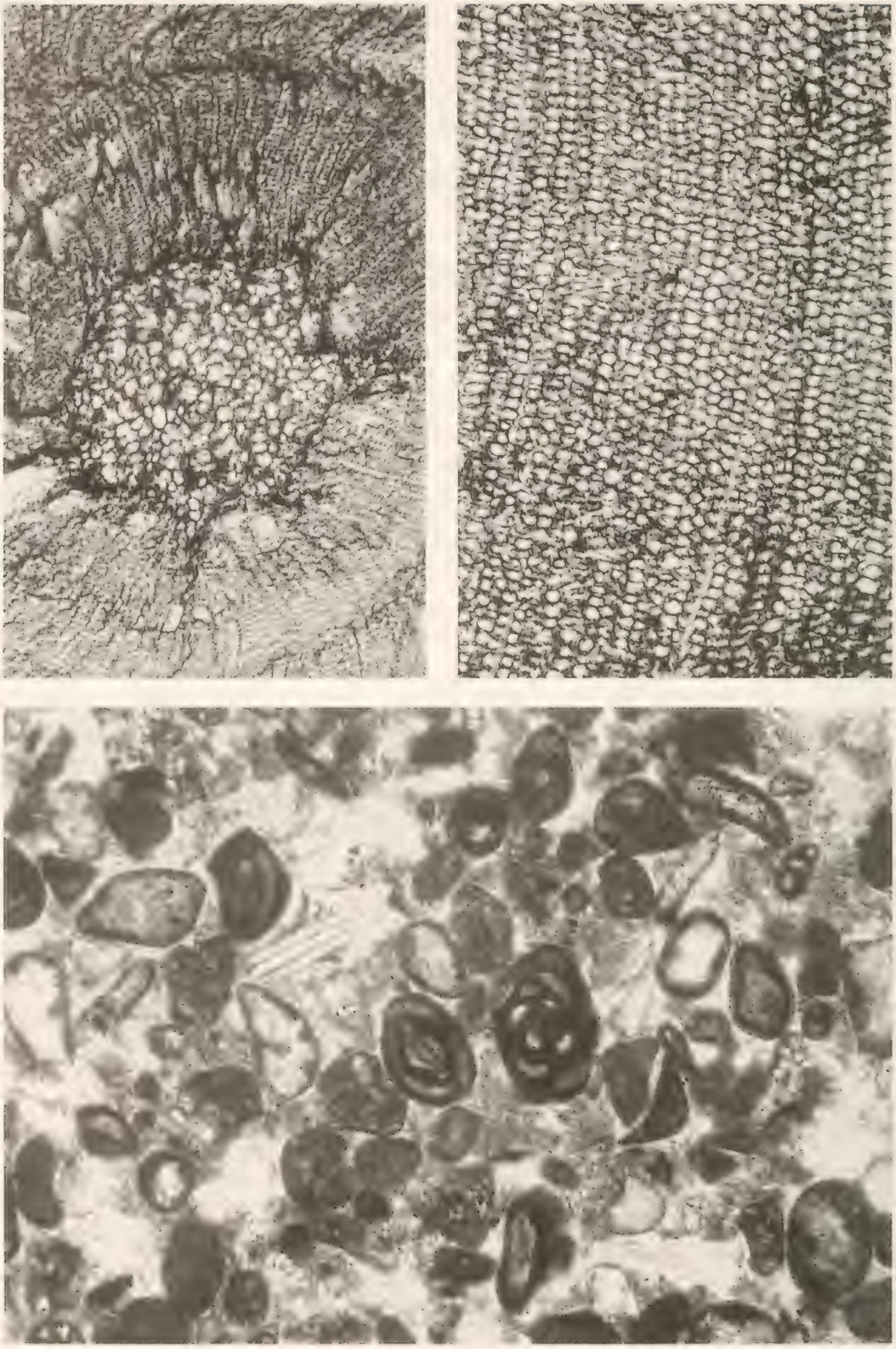


Abb. 1. Gymnospermen Xylem. – Querschliff durch ein Ästchen mit großzelligem Mark (links), x 35. – Querschliff, radiale Tracheidenreihen des Xylems (rechts), x 55. – Feinkörniger Riffschuttkalk mit Foraminiferen (unten), x 55. – Fundort Hoher Ifen.

Immenstadt (1)

Kalvarienberg bei Immenstadt, Allgäu, TK 8427. Ein kleiner Bergrutsch im Frühjahr 1899 am Südhang des Kalvarienberges lieferte verkieselte Hölzer in Stammeslänge von 70– 80 cm, Durchmesser 20 cm; leg. KARL DIETMANN.

Bestimmung: *Ocoteoxylon algovicum*, Lauraceae.

Alter (Fundschicht): Oberes Oligozän.

Literatur: SCHUSTER 1909.

Immenstadt (2)

Hügel Nähe der Ruine Laubenburg, Allgäu, TK 8427. Brauner Holzrest, leg. H. HENNINGFELD.

Bestimmung: *Castanoxylon zonatum*, Fagaceae; rezente Vergleichsgattung *Castanopsis*.

Alter (Fundschicht): Alttertiär, oberchattische Steigbachschichten.

Literatur: SCHOLZ 1995, SELMEIER 1972.

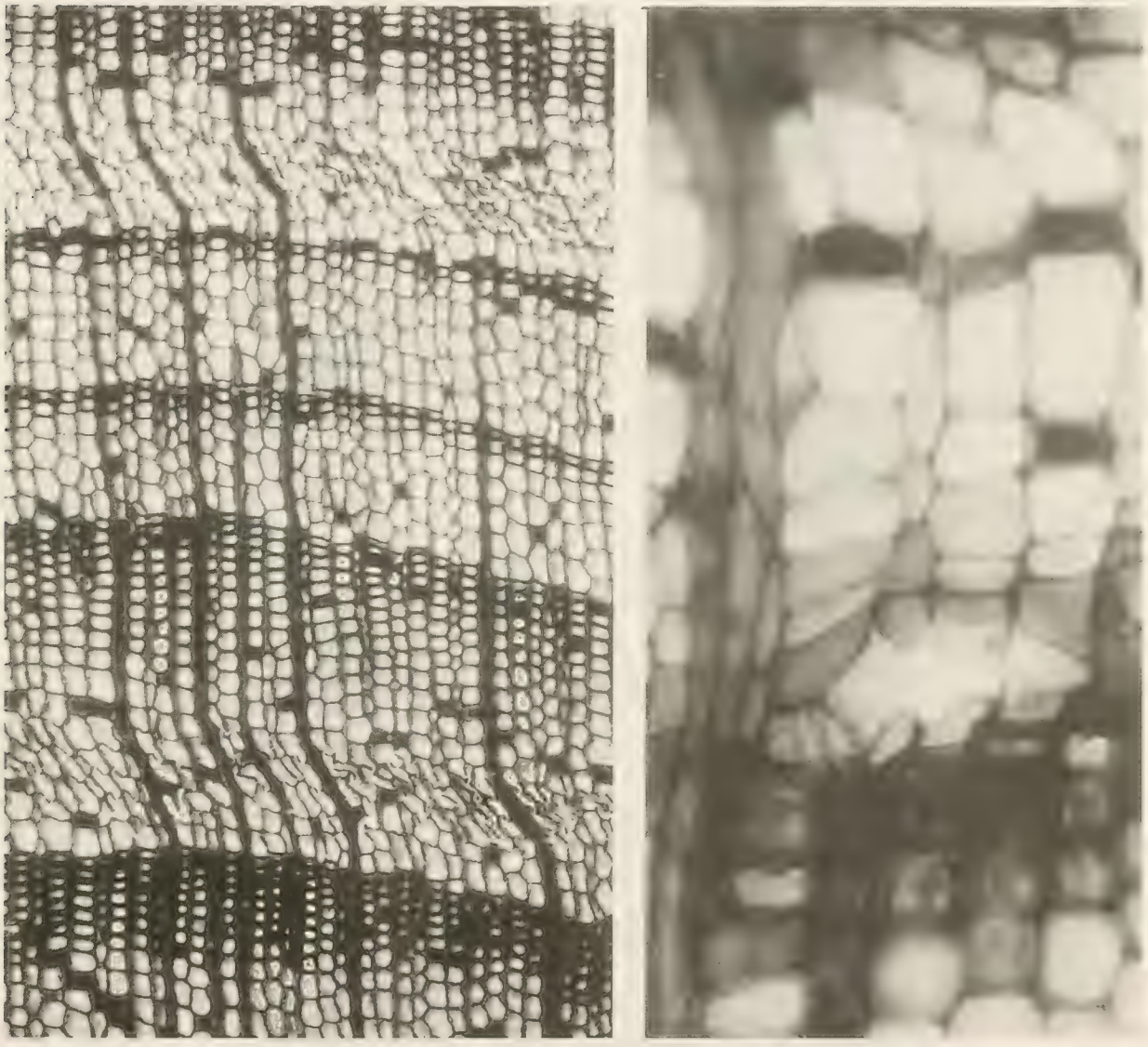


Abb. 2. *Taxodioxylon* sp. – Querschliff mit fünf Zuwachsgrenzen, radial verlaufenden Holzstrahlen und dunklen Parenchymzellen (links), x 50. – Querschliff an einer Zuwachsgrenze mit schizolysigenem Harzgang (rechts), x 250. – Fundort Umgebung Kempten.

Kempten
Abb. 2

Umgebung Kempten, Allgäu, TK 8227/8228. Mehrere dunkle Holzreste. Leg./ded. H. Scholz.

Beurteilung: *Taxodium* sp., Taxodiaceae.

Alter (Fundschicht): Tertiär, sekundäre Lagerstätte.

Literatur: Scholz 1995.

Kranzegg

Südwestlich Kranzegg, Allgäu, TK 8427. Steinbruch Wup, vormals Pelz KG, braunschwarze, verkieselte Bruchstücke eines Stammes unter kohliger Flözschicht, leg. A. Müller, Rettenberg.

Beurteilung: *Taxodioxylon* sp., Taxodiaceae.

Alter (Fundschicht): Oligozän, Chatt, Baustein-Schichten.

Literatur: Schwerd 1983.

Abb. 3. *Anacardioxylon steinbachense*. – Querschliff, Gefäße zerstreutporig verteilt, nesterartig im Spätholz, x 20. – Fundort Leitzing.

Kressenberg

Umgebung Teisendorf, Oberbayern, TK 8245. Ein von Bohrwürmern befallenes, vererztes Holz wird abgebildet und als „*Palmacites*" mit 18 Zeilen und 4 Zeichnungen beschrieben. Da Zuwachszonen fehlen, wird ein tropisches oder subtropisches Laubholz vermutet.

Alter (Fundschicht): Eozän.

Literatur: SCHAFHÄUTL 1863.

Lauzanier

Umgebung von Lauzanier, Basses-Alpes, Argentera, Frankreich. Gefunden wurden braune, verkieselte Holzreste; leg. STURANI.

Bestimmung: *Dombeyoxylon sturani*, Sterculiaceae.

Alter (Fundschicht): Mittleres Eozän.

Literatur: CHARRIER 1967.

Leitzing
Abb. 3

Suchstollen am Isarhang bei Leitzing, 3 km nördlich von Bad Tölz, Oberbayern, TK 8235. Kieselholz mit Kohleresten, Gewicht 1 kg, ein Teilstück im Heimatmuseum Bad Tölz, anatomisch hervorragend erhalten; leg. H. OBERMÜLLLER 1984, ded. W. VOIGTLÄNDER.

Bestimmung: *Anacardioxylon steinbachense*, Anacardiaceae. Drei weitere identische Hölzer, ebenfalls Gerölle, stammen aus den grobkörnigen Konglomeraten des Höhenrückens Adelegg (TK 8226), aus dem Steinbach südlich Lenggries (TK 8235/8335), sowie aus Unterammergau (TK 8332).

Alter (Fundschicht): Chattische Molasse, Glassande.

Literatur: SELMEIER 1986.

Narring
Abb. 4

Umgebung Narring an der Leitzach, Oberbayern, TK 8136. Verkieseltes Holz, leg. H. HAGN 1981.

Bestimmung: *Cupressinoxylon* sp. Das Holz zeigt an einigen Stellen zweifelsfrei die cupressoiden Kreuzungsfeldtüpfel.

Alter (Fundschicht): Sekundäre Lagerstätte, nach H. HAGN vermutlich vom südöstlich gelegenen Taubenberg.

Literatur: JERZ 1993.

Oberaudorf

Umgebung der Schießstätte in Oberaudorf, Oberbayern, TK 8339. Ein größerer Block aus der Grundmoräne bei der Schießstätte in Oberaudorf enthält einen faustdicken, fast meterlangen Stamm von *Sequoja Sternbergi*, ferner Äste und Zweige mit Fruchtzapfen sowie Samen und Blätter von *Banksia Ungeri* und *Myrica haeringiana*.

Alter (Fundschicht): Oberes Eozän.

Literatur: SCHLOSSER 1925.

Pfaffing (1)

Findlingsblock mit Fossilresten aus dem Südteil des Ortes Pfaffing bei Wasserburg, Oberbayern, TK 7939; entdeckt (u.a.) durch H. ENZWIESER. Der Findlingsblock enthält Treibholz (kleinste Zweiglein bis zu ast- und stammartigen Relikten) sowie reichhaltige Makro- und Mikrofaunen.

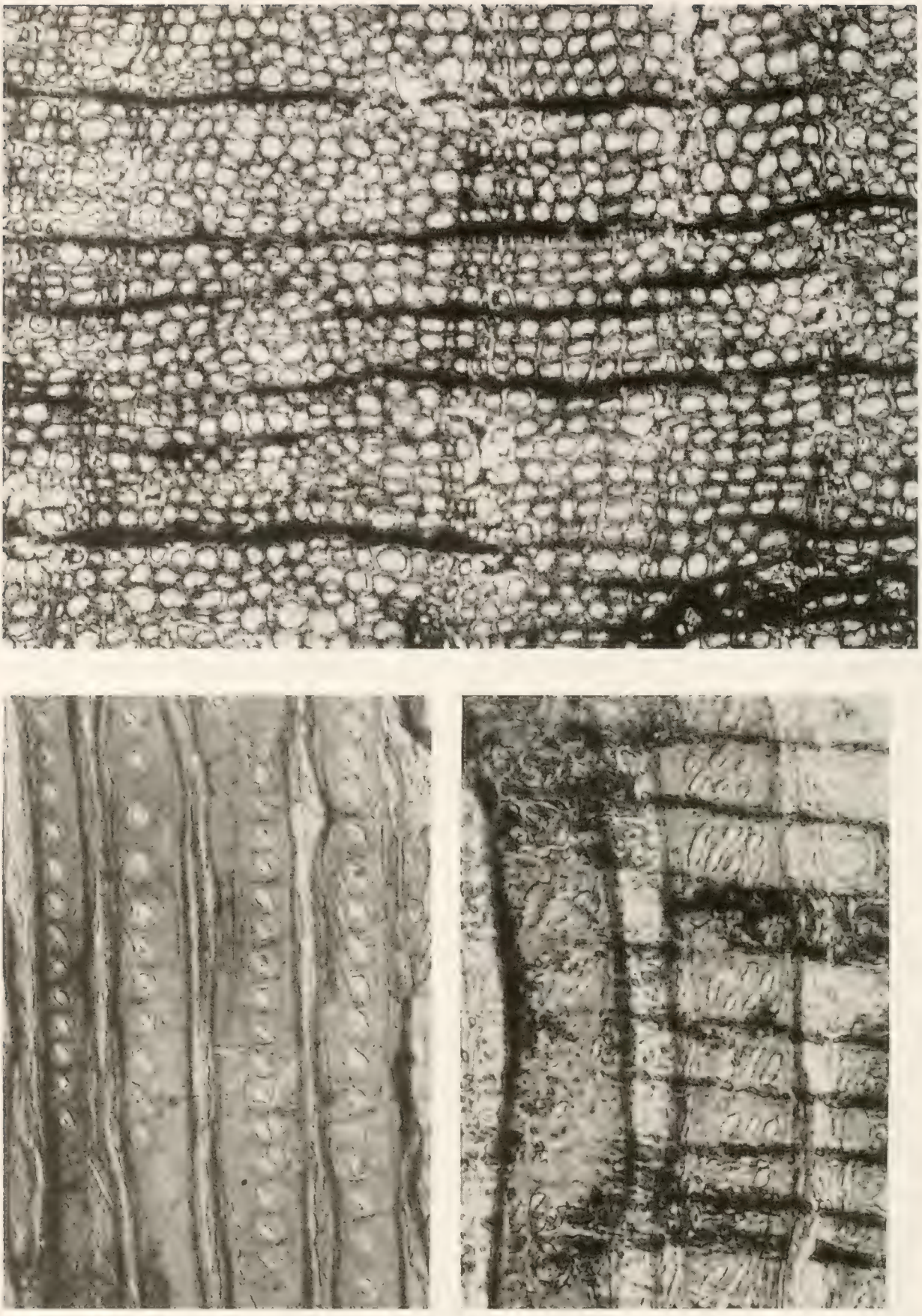


Abb. 4. *Cupressinoxylon* sp. – Querschliff im Bereich einer Zuwachsgrenze (oben), x 70. – Radialschliffe, Hoftüpfel mit diagonal orientierten Pori auf den radialen Tracheidenwänden (links), x 420. – Deformierte, aufgerissene Kreuzungsfeldtüpfel (rechts), x 420. – Fundort Narring.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem und Laubholz mit Parenchymbändern.
Alter (Fundschicht): Kalkalpines Obereozän.
Literatur: HAGN & WELLNHOFER 1967(mit Beitrag A. SELMEIER).

Pfaffing (2)

Umgebung Pfaffing an der Mattig, am Rand des Kobernaußer Waldes, 30 km nördlich Salzburg, Oberösterreich. Das große Kieselholz soll ein Grenzstein zur Zeit Karls des Großen gewesen sein; leg. J. WERNDL.
Bestimmung: *Platanoxylon* sp., Platanaceae.
Alter: Pliozän (?).
Literatur: SELMEIER 1996.

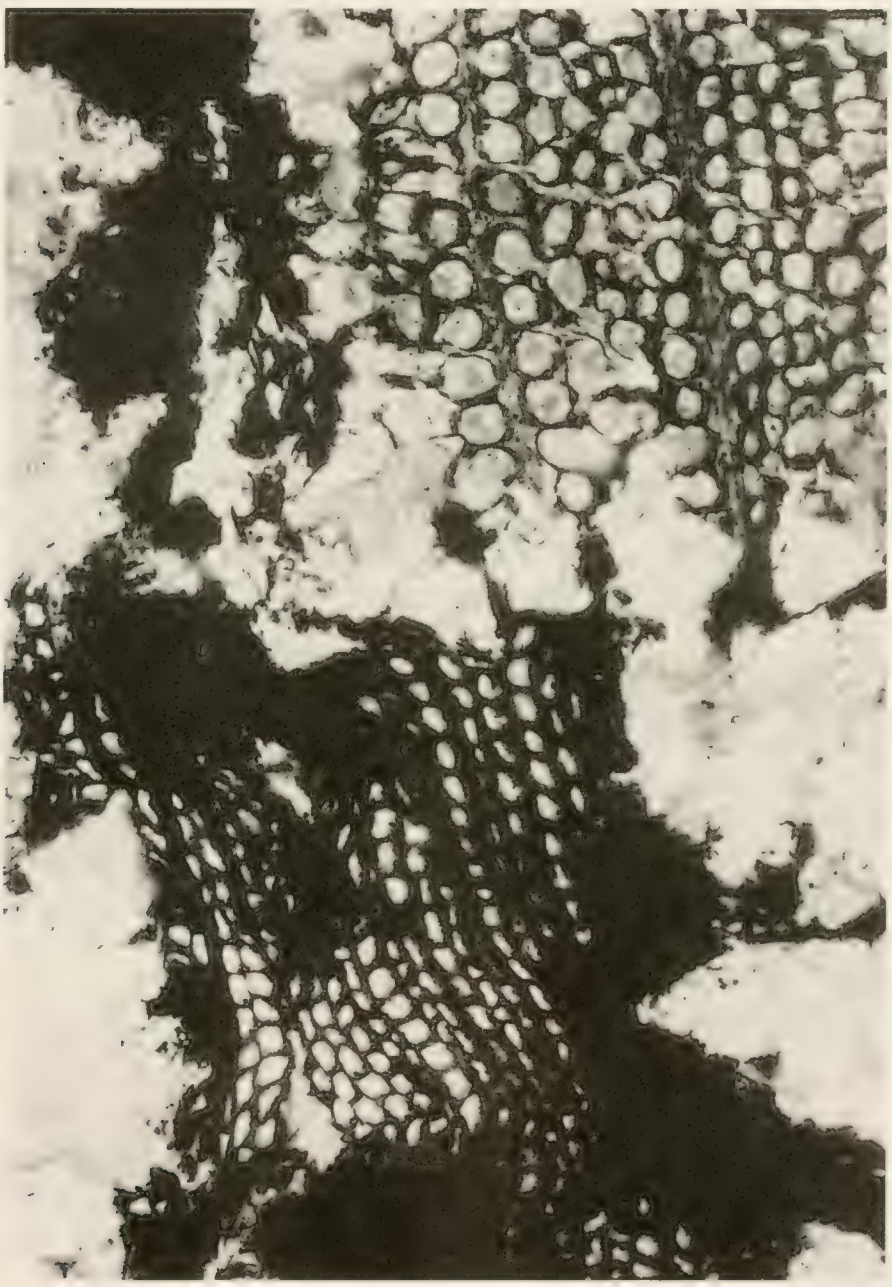


Abb. 5. Gymnospermen Xylem. – Querschliff im Bereich einer Zuwachsgrenze. Holzgewebe des Traungerölls im Dünnschliff verstreut in Form zahlreicher, isolierter Reste, Zellwände im Frühholz stark abgebaut, x.80. – Fundort Seiboldsdorfer Wehr.

Seiboldsdorfer Wehr
Abb. 5

Linkes Traunufer am Seiboldsdorfer Wehr südlich Traunstein, Oberbayern, TK 8141; leg. Frau Herwiga Noder, Sommer 1996.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem. Versteinertes Holz länglich oval und stark gerundet, ein Traungeröll, 11 cm lang.

Alter (Fundschicht): Sekundäre Lagerstätte im Einzugsgebiet der Roten und Weißen Traun, eventuell Gletschergeschiebe, Ferneis Salzach- und Inngletscher.

Seiser Alm (1)

Schlerngebiet, Südtiroler Dolomiten. Gefunden wurden zwei 7 bzw. 11 cm lange, dunkle Holzreste. Die Fundstelle liegt ca. 1 km westlich des Grünser Bühel, 2175 m, am Rand eines Baches, der im Gebirgsmassiv der Roßzähne entspringt; leg. D. Sauermann, 1988.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem. Holzgewebe stark abgebaut.

Alter (Fundschicht): Trias, Cassianer Formation.

Literatur: Brandner & Mostler et al. 1982, Jung et al. 1998, Selmeier 1989.

Seiser Alm (2)

Schlerngebiet, Südtiroler Dolomiten. Die verkalkten Hölzer stammen aus den Pachycardientuffen des Tschipit Bachs, Fundstelle und Grabungen in ca. 1980 m Höhe; leg. B. Baumgarten, 1994.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem. Holzstruktur stark abgebaut.

Alter (Fundschicht): Trias, Pachycardien Tuffe.

Literatur: Jung et al. 1998.

Seiser Alm (3)
Abb. 6

Schlerngebiet, Hochfläche in 2240 m Höhe in der Nähe der Kuppe des Burgstalls, Südtiroler Dolomiten. Etwa 40 verkieselte Holzreste wurden in den herumliegenden Gesteinstrümmern entdeckt. Die Hölzer waren teilweise noch von einem stark sandigen Mergelgestein, einer braungelben Muttermatrix umschlossen; leg. Hannelore Wieczorek, 1996.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem. Anordnung und Form der Hoftüpfel auf den Radialwänden der Tracheiden entsprechen einem „araucarioiden" Holzbau. Vermutet wird die im Erdaltertum und -mittelalter verbreitete Sammelgattung *Dadoxylon*.

Alter (Fundschicht): Trias, Schlernplateau-Schichten.

Literatur: Jung et al 1998.

Sinnichbach

Fundstelle im Sinnichbach bei Meran, Südtirol. Zwei verkieselte Hölzer, aufbewahrt in der Gemeinde Mölten, stammen aus dem Anstehenden innerhalb von lakustrinen Sedimenten, zwischengeschaltet in der Bozener Quarzporphyrabfolge. Das Holzgewebe ist stark abgebaut. leg./ded. K. Krainer 1994.

Beurteilung: Gymnospermen Xylem.

Alter (Fundschicht): Perm

Literatur: Hartkopf-Fröder & Krainer 1990.

Abb. 6. Verkieselte Holzreste, gefunden auf dem Schlern nahe der Dolomitkuppe des Burgstalls in 2240 m Höhe.

Steinbach
Abb. 7

Geröllbett des Gebirgsflusses Steinbach südlich Gaißach, Landkreis Lenggries, Oberbayern, TK 8235/ 8335. Der 50 kg schwere Kieselholzblock wurde bei Baggerarbeiten durch das Wasserwirtschaftsamt Weilheim entdeckt; leg. G. Ebert.

Bestimmung: *Anacardioxylon steinbachense*, Anacardiaceae. Drei weitere identische Hölzer, ebenfalls Gerölle, stammen vom Höhenrücken Adelegg (TK 8226), vom Isarufer aus Leitzing nördlich Bad Tölz (TK 8235) sowie aus Unterammergau (TK 8332).

Alter (Fundschicht): Obere Kreide oder Alttertiär, Flysch.

Literatur: Selmeier 1986.

Tischberg

Nagelfluhblock des Tischbergs, im Bereich der Straße von St. Heinrich nach Kloster Beuerberg, Oberbayern, TK 8134.

Bestimmung (R. Kräusel): *Taxodioxylon* oder *Cupressinoxylon*, eine harzganglose Gymnosperme. Der Baumstamm aus dem Tischberg-Härtling hatte 30 cm Durchmesser.

Alter (Fundschicht): Obermiozän.

Literatur: Wasmund 1929.

Trimmelkam

Xylitische Braunkohle führende Süßwasserschichten, Lagerstätte Trimmelkam, ca 25 km nördlich von Salzburg, Nähe Salzach, Oberösterreich. Dunkles Kieselholz, leg. H. Peschl.

Beurteilung: *Taxodioxylon* sp.; Stubben, Blattabdrücke, Pollenanalyse, Reste von Vertebraten und Landschnecken deuten auf reich bewaldete Sumpfwälder und Moore mit hohem Grundwasserstand.

Alter (Fundschicht): OSM, Badenien.

Literatur: Weber & Weiss 1983.

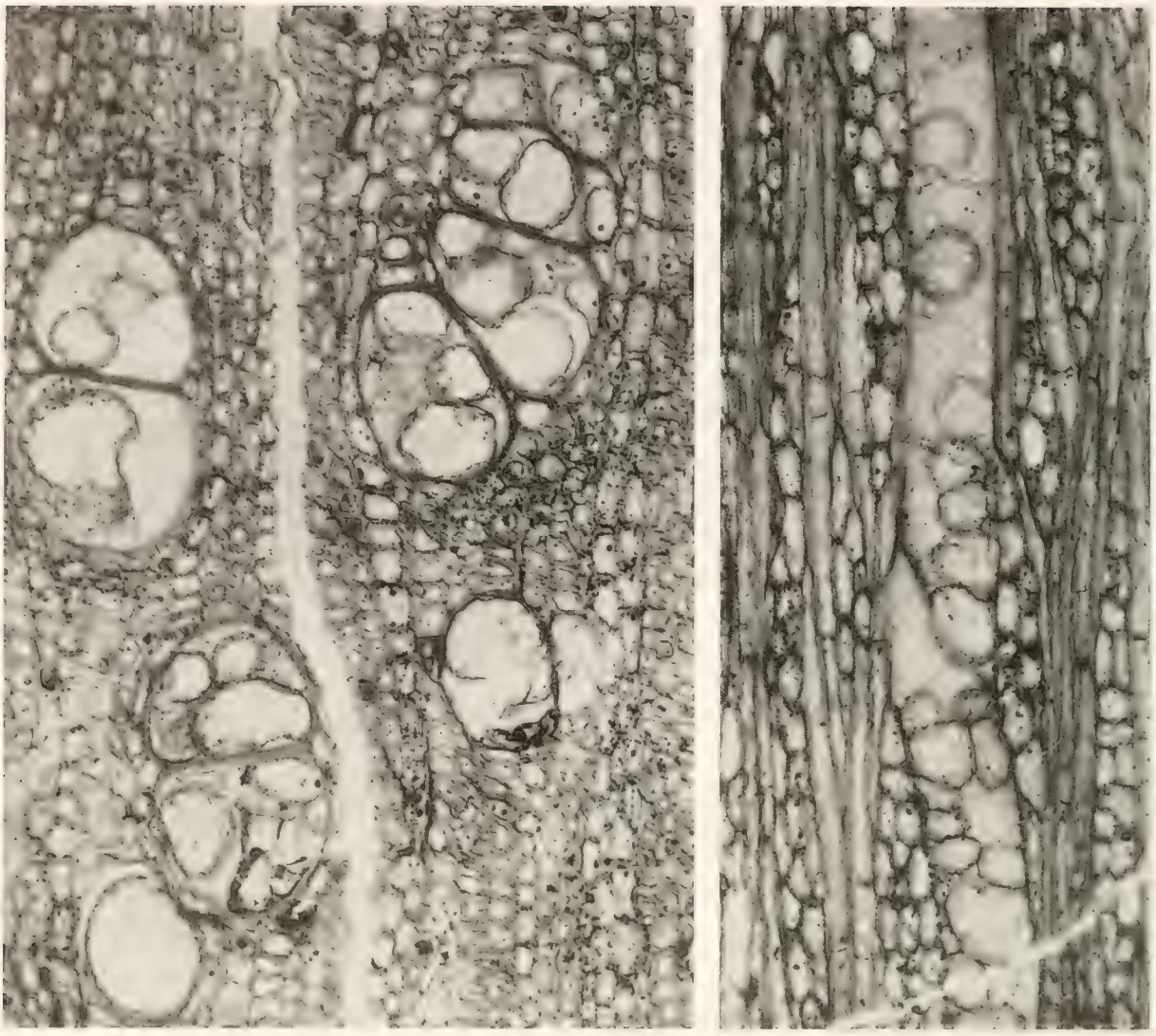


Abb. 7. *Anacardioxylon steinbachense*. – Gefäße mit blasenförmigen, dünnwandigen Thyllen im Quer- (links) und Tangentialschliff (rechts), Holzstrahlen heterozellular (rechts), jeweils x 100. – Fundort Steinbach.

Unterammergau
Abb. 8

Lahnegraben, 5,5 km nordöstlich von Unterammergau, Oberbayern, TK 8332. Gefunden wurde in ca. 950 m Höhe ein faustgroßes Geröll eines verkieselten Holzes (MATTERN 1988, Taf. 2, Fig. 3); leg. MATTERN 1987. Anstehend sind grobe Konglomerate des Reiselsberger Sandsteins.

Bestimmung: *Anacardioxylon steinbachense*, Anacardiaceae. Drei weitere identische Hölzer, ebenfalls Gerölle, stammen aus dem Höhenrücken Adelegg (TK 8226), aus Leitzing nördlich Bad Tölz (TK 8235) sowie aus dem Steinbach südlich Lenggries ((8235/8335).

Alter: Jüngeres Cenoman bis jüngeres Turon, Hauptflyschsandstein.

Literatur: MATTERN 1988.

3. Übersicht

Abschließend sind die präquartären Holzfunde, geordnet nach Laubholz-Familien und Gymnospermen, in einer Übersicht zusammengestellt. Auffallend ist, daß 4 Holzfunde aus den westlichen Teil Südbayerns, es sind Gerölle aus dem Adelegg, aus Leitzing, Steinbach und Unterammergau, holzanatomisch identisch sind.

Abb. 8. *Anacardioxylon steinbachense.* – Querschliff; Gefäße zerstreutporig, radial teils wellenförmig verlaufende, dunkle Holzstrahlen, x 20. – Fundort Unterammergau.

Laubholz Familien	**Fundorte**	**Literatur**
Anacardiaceae	Steinbach	Selmeier 1986
Anacardiaceae	Adelegg	–
Anacardiaceae	Leitzing	–
Anacardiaceae	Unterammergau	Mattern 1988
Fagaceae	Immenstadt	Selmeier 1972
Hamamelidaceae	Castellane	Grambast-Fessard 1969
Icacinaceae	Castellane	Grambast-Fessard 1969
Juglandaceae	Castellane	Selmeier 1995
Lauraceae	Dürnbach	Schuster 1906
Lauraceae	Immenstadt	Schuster 1909
Platanaceae	Frankenmarkt	Selmeier 1996
Platanaceae	Pfaffing	Selmeier 1996
Rosaceae	Castellane	Grambast-Fessard 1966
Sapindaceae	Castellane	Grambast-Fessard 1966
Sapotaceae	Castellane	Grambast-Fessard 1968
Sterculiaceae	Lauzanier	Charrier 1967

Fundorte: Gymnospermen

Hausham
Kempten
Kranzegg
Narring
Oberaudorf
Tischberg
Trimmelkam

Fundorte: Gymnospermen Xylem

Brandenberg
Hoher Ifen
Pfaffing (1)
Sinnichbach
Seiboldsdorfer Wehr
Seiser Alm (1)
Seiser Alm (2), (3)

4. Dank

Nur durch zahlreiche Hinweise und wertvolle Informationen der im Text namentlich genannten Personen war diese Zusammenstellung möglich. Für technische Hilfe danke ich Herrn H. Mertl (Dünnschliffe), Herrn G. Bergmeier (Abb. 6) und Herrn R. R. Rosin (Filmentwicklung, Bildabzüge). Der anatomische Vergleich mit rezenten Dünnschnittpräparaten einer großen Xylothek sowie die Benützung von Spezialliteratur am Institut für Holzforschung der Technischen Universität, Winzererstr. 45, D-80797 München, ermöglichten die Identifizierung der Holzfossilien. Herrn Dr. Dietger Grosser, Akademischer Direktor, gilt hier mein besonderer Dank.

5. Literatur

Bayerisches Geologisches Landesamt [Hrsg.] (1996): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern. – 4. Aufl., 329 S., 67 Abb., 21 Tab., 8 Beil.; München.

Brandner, R. & Mostler, H. (1982): Der geologische Aufbau des Schlerngebietes und seiner weiteren Umgebung. – Exkursionsführer, Jahrestagung Österr. Geol. Ges., Seis am Schlern, Südtirol, **1982**: 1–42, 19 Abb.; 3 Taf.; Innsbruck.

Charrier, G. (1967): Legno di Sterculiaceae del´Eocene medio continentale del Lauzanier (Autoctone sedimentario dell´Argentera, Basses-Alpes, Francia). – Boll. Soc. Geol. Ital., **86**: 733–747, 13 Abb.; Rom.

Fengel, D., Grosser, D. & Wegener, G. (1973): Anatomische und chemische Untersuchungen an zwei fossilen Nadelhölzern (*Picea abies* Karst. und *Taxodioxylon gypsaceum* [Goepp.] Kräusel). – Palaeontographica, B, **144**: 31–43, 2 Abb., 3 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

Grambast-Fessard, N. (1966): Contribution à l´étude des flores tertiaires des régions provençales et alpines; IV. Deux bois nouveaux de Dicotylédonés du Pontien de Castellane. – Mém. Soc. Géol. France, n.s., **105**: 131–146.

Grambast-Fessard, N. (1968): Contribution a l´étude des flores tertiaires des régions provençales et alpines; IV. Deux structures ligneuses nouvelles des Sapotacées. – Nat. Monspel., Sér. Bot., **19**: 57–74.

Grambast-Fessard, N. (1969): Contribution a l´étude des flores tertiaires des régions provençales et alpines; V. Deux bois de Dicotylédonées à caractères primitifs du Miocene supérieur de Castellane. – Nat. Monspel., Sér. Bot., **20**: 105–118.

Hagn, H. & Wellnhofer, P. (1967): Ein erratisches Vorkommen von kalkalpinem Obereozän in Pfaffing bei Wasserburg (Mit Beitrag A. Selmeier). – Geologica Bavarica, **57**: 205–288, 5 Abb., 12 Taf.; München.

Hartkopf-Fröder, C. & Krainer, K. (1990): Fluviatile und lakustrine Sedimente innerhalb der permischen Bozener Quarzpophyrabfolge (Südtirol/Italien): Ihre biostratigrapische und palökologische Bedeutung. – Tagungsband „Sediment 1990", **5**: 3 S., 2 Abb.; Sedimentologentreffen 6./7. Juni 1990, Bonn

Jerz, H. (1993): Geologie von Bayern II. Das Eiszeitalter in Bayern. – 243 S., 74 Abb., 17 Tab.; Stuttgart.

Jung, W. (1976): Jahrmillionenalte Pflanzenreste am Fuße des Schlern. – Der Schlern, **50**: 50–51, 2 Abb.; Bozen.

Jung, W. (1977): Oberpermische Koniferenreste aus dem Sandsteinsockel des Schlernmassivs (Südtiroler Dolomiten). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **17**: 235–247, 2 Abb., 2 Taf.; München.

Jung, W. [Hrsg.] et al. (1998): Naturerlebnis Alpen. – 156 S., 179 Abb.; München.

Mattern, F. (1988): Die interne Überschiebungstektonik im Flysch (Kreide) der westlichen Bayerischen Alpen. – Berliner geowiss. Abh., **A 101**: 1–94, 13 Abb., 3 Taf., 1 Beil.; Berlin.

Pfeil, F. & Werner, W. (1991): Sammlung R. Baumgartner. – In: Jahresbericht 1990 und Mitteilungen, S.12–21, 4 Taf.; Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München e.V.; München.

Pflaumann, U. & Stephan, W. (1968): Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1:25000 Blatt Nr. 8237 Miesbach, 415 S., 29 Abb., 4 Tab., 13 Taf., 5 Beil., 1 Kt.; München (Bayer. Geol. Landesamt).

Schafhäutl, K. E. (1863): Südbayerns Lethaea Geognostica. Der Kressenberg und die südlich von ihm gelegenen Hochalpen geognostisch betrachtet in ihren Petrefacten. – I–XVII, 487 S., 46 Abb., 86 Taf., 2 Kt. u. Tab.; Leipzig (L. Voss).

Schlosser, M. (1925): Die Eocaenfaunen der bayerischen Alpen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss. math.-naturw. Abt., **30**: 1–206, 8 Taf.; München.

Scholz, H. (1993): Geologischer Bau und Landschaftsgeschichte des Landkreises Lindau. Begleitheft zur neuen geologischen Übersichtskarte 1:50000 des Landkreises Lindau. – Mitt. naturwiss. Ver. für Schwaben, **97** (Sonderheft), 56 S., 1 Kt.; Augsburg.

Scholz, H. (1995): Bau und Werden der Allgäuer Landschaft. – 2. Aufl., 305 S., 134 S., 47 Taf.; Kempten.

Schuster, J. (1907): Über ein fossiles Holz aus dem Flysch des Tegernseer Gebietes. – Geognost. Jh., **1906**: 139–152; 3 Abb., 1 Taf.; München.

Schuster, J. (1909): Paläobotanische Notizen aus Bayern. 5. Über ein oberoligozänes Lorbeerholz aus dem Allgäu. – Ber. Bayer. Bot. Ges.,**12**: 54–56, 2 Taf.; Ansbach.

Schwerd, K. (1983): Quartär, Molasse und Nordrand des Helvetikums zwischen Kollerbach (nordwestlich Kempten) und Grünten (Exkursion D am 7. April 1983). – Jber. Mitt. Oberrhein. Geol. Ver., N.F., **63**: 45–60, 6 Abb.; Stuttgart.

Selmeier, A. (1972): Ein *Castanopsis*-Holz aus oberchattischen Steigbachschichten des Allgäus. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 97–104, 4 Abb., 1 Taf.; München.

Selmeier, A. (1986): Ein Kieselholzblock (Anacardiaceae) aus dem Steinbach (Flysch) bei Lenggries a. d. Isar (Oberbayern).- Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **26**: 45–57, 6 Abb., 2 Taf.; München.

Selmeier, A. (1989): Fundorte verkieselter Hölzer in den Alpen und im Delsberger Becken (Schweiz). – Cour. Forsch. – Inst. Senckenberg, **109**: 193–201, 5 Abb., 1 Taf.; Frankfurt a. Main.

Selmeier, A. (1992): Fossile Hölzer von *Castanopsis* (Fagaceae) aus tertiären Schichten Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **32**: 163–181, 11 Abb., 3 Tab.; München.

Selmeier, A. (1995a): *Eucaryoxylon castellanii* n. sp., (Juglandaceae), a silicified wood from the Eocene of Castellane, France. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 169–192, 18 Abb.; München.

Selmeier, A. (1995b): Holzreste aus dem Schrattenkalk des Hohen Ifen, Allgäu. – Fossilien, **12**: 268–269, 3 Abb.; Korb.

Selmeier, A (1996): Tertiary *Platanus* woods from the northalpine Molasse basin (Austria, Germany). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 157–183, 17 Abb., 2 Tab.; München.

Selmeier, A. (1998a): Aufsammlung von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 275–300, 10 Abb., 7 Tab.; München.

Selmeier, A. (1998b): Versteinerte Holzreste auf dem Schlern. – In: W. Jung [Hrsg.], Naturerlebnis Alpen, S. 85–88, 3 Abb.; München.

Wasmund, E. (1929): Obermiozäne Entstehungs- und diluviale Entwicklungsgeschichte des Tischberg-Härtlings am Starnberger See. – Jb. geol. Bundesanst., **79**: 571–626, 3 Abb., 2 Taf.; Wien.

Weber, L. & Weiss, A. (1983): Bergbaugeschichte und Geologie der österreichischen Braunkohlenvorkommen. – Archiv Lagerstättenforsch. Geol. Bundesanstalt, **4**: 1–317, 110 Abb., 174 Tab.; Wien.

Weidich, K.. F. (1984): Über die Beziehungen des „Cenomans" zur Gosau in den Nördlichen Kalkalpen und ihre Auswirkungen auf die paläographischen und tektonischen Vorstellungen. – Geol. Rundschau, **73**: 517–566, 11 Abb.; Stuttgart.

Mitt. Bayer. Staatssig. Paläont. hist. Geol.	39	219–236	München, 15. 12. 1999

Kieselhölzer (*Bombax*, *Carapa*, *Cinnamomum*) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter, Ostmolasse Bayerns

Silicified woods (*Bombax*, *Carapa*, *Cinnamomum*) from the lower miocene gravel-belt near Ortenburg, East Bavarian Molasse

Von Alfred Selmeier *)

Mit 10 Abbildungen

Kurzfassung

Drei Kieselhölzer aus dem Ortenburger Schotter, Fundort Rauscheröd, werden anhand von Dünnschliffen xylem-anatomisch bestimmt und den Familien Bombacaceae, Lauraceae und Meliaceae zugeordnet. Die rezenten Vergleichsgattungen dieser Hölzer sind altweltlich rein tropisch verbreitet, darunter die landseitig wachsende Mangrove *Xylocarpus* Koen. Das untermiozäne Alter des Ortenburger Schotters und Reste einer tropischen Gehölzflora führen hinsichtlich der klimatischen Problematik zu verschiedensten Deutungen.

Abstract

The present paper is in continuation of the systematic study of silicified woods, collected in Tertiary sediments of Southern Germany, Upper Freshwater Molasse. The sand and gravel pits in the southeast of Bavaria were proven as particularly abundant in the lower miocene exposure of Rauscheröd close to Passau. The 3 identified woods belong to the families Bombacaceae, Lauraceae and Meliaceae. Their comparative species are exclusively of Old World tropical distribution, e.g mangrove *Xylocarpus* Koen., growing on the terrestrial margin of "Tidal Forests".

1. Einleitung

Die Kieselhölzer der Fundstelle Rauscheröd nehmen unter den jungtertiären Holzfunden des Molassebeckens eine auffällige Sonderstellung ein. Über 70% der bisher bestimmbaren Hölzer haben altweltliche, rein tropisch verbreitete Vergleichsgattungen. Holzanatomische Fehlbestimmungen sind ausgeschlossen wie unter (2.2) und (3.2) näher erläutert wird. Die Gehölz-Kombination der in Rauscheröd nachweisbaren Familien und Gattungen ist bisher weltweit von keiner untermiozänen Fundstelle bekannt.

*) Prof. Dr. Alfred Selmeier, c/o Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München.

Die Kiesgrube der Firma „Sand- und Kieswerk Rauscheröd Ulrich Alex GmbH“, 5 km nordwestlich Ortenburg, 440 m NN, liefert seit Jahrzehnten zahlreiche Kieselhölzer, teils große Stammreste. Die Hölzer zeigen teils interessante anatomische Merkmale, die selbst unter den rezenten 342 „Holz“ produzierenden Familien nur auf 7 Familien beschränkt sind (disjunkte Holzstrahl-Zellwände; Selmeier 1998a). Fundorte von verkieselten Tertiärhölzern mit sog. „Tile cells“, Ziegelzellen, verteilen sich z.B. nur auf Japan, Vietnam, Indien, Oregon in Nordamerika, sind jedoch auch in Rauscheröd mehrfach bei *Grewioxylon* , einer Tiliaceae, nachweisbar.

Die hier beschriebenen 3 Hölzer sind ohne Rinde, haben rötlich braune Färbung und zeigen deutliche Holzstruktur. Die Hölzer sind Teil der Sammlung R. Baumgartner, die außer wertvollen Tierresten einige Hundert Kieselhölzer enthält (Pfeil & Wernfr 1991). Kieselhölzer, deren Bestimmung zu altweltlich rein tropisch verbreiteten Vergleichsgattungen führt, sind nicht nur holzanatomisch von besonderem Interesse (Gottwald 1997).

2. Anatomische Beschreibung

2.1 Bombacaceae

Bombacoxylon (Kräusel) Gottwald 1969

Bombacoxylon oweni (Carr.) Gottwald 1969

Diagnose: Gefäße meist paarig und zerstreut, rund bis oval, Durchmesser 200–260 µm, Durchbrechungen einfach, Tüpfel alternierend, Durchmesser 6–8 µm. Thyllen im Kernholz häufig. Strangparenchym überwiegend zu einreihigen und dicht folgenden Bandstücken aggregiert, Durchmesser der Einzelzellen 35–45 µm. Markstrahlen überwiegend zweireihig und homogen, vereinzelt stockwerkartig geordnet. Fasern unregelmäßig polygonal und mäßig dickwandig. Fossile Hölzer vom Strukturtyp *Bombax*, ähnlich *Scytopelatum* und *Sterculia* pp. – Gottwald konnte 26 Gattungen der Bombacaceae und 41 Gattungen der Sterculiacae xylem-anatomisch vergleichend berücksichtigen.

Bombacoxylon cf. *oweni* (Carr.) Gottwald 1969
(Abb. 1–2)

Sekundäres Dikotyledonenholz; stellenweise stark abgebaut und deformiert, Feinstrukturen nur teilweise ausreichend erhalten.

Zuwachszonen undeutlich, einige Schliffbereiche infolge unterschiedlicher Gefäßgröße tangential etwas zoniert, Gefäße mit abnehmendem Durchmesser zeigen offensichtlich das Spätholz an und markieren Wachstumsgrenzen.

Gefäße einzeln, selten paarig, im Querschnitt oval bis rundlich, 7–12 Gefäße je mm^2; Gefäße erheblich breiter als der tangentiale Abstand der dicht benachbarten Holzstrahlen, Gefäße tangential 56–246 µm, kleine Gefäße 56–90 µm, große 170–246 µm, ovale Formen, z.B. radial 290 µm zu tangential 190 µm, Wanddicke 6–7 µm; Hoftüpfel alternierend, dicht gedrängt, rundliche Formen, Durchmesser 5–6 µm; Durchbrechungen einfach, nur wenig geneigt, Gefäßelemente soweit meßbar 80–122 µm; Gefäße stark verthyllt, zusätzlich oft mit dunkelbraunen Inhaltsstoffen erfüllt, dünnwandige Thyllen klein und blasenförmig 28–74 µm, Durchmesser großer Thyllen bis 119 µm, im Tangentialschliff z. B. vertikal 122 : 76 µm, 110 : 40 µm oder 90 : 38 µm; 7–12 Gefäße je mm^2.

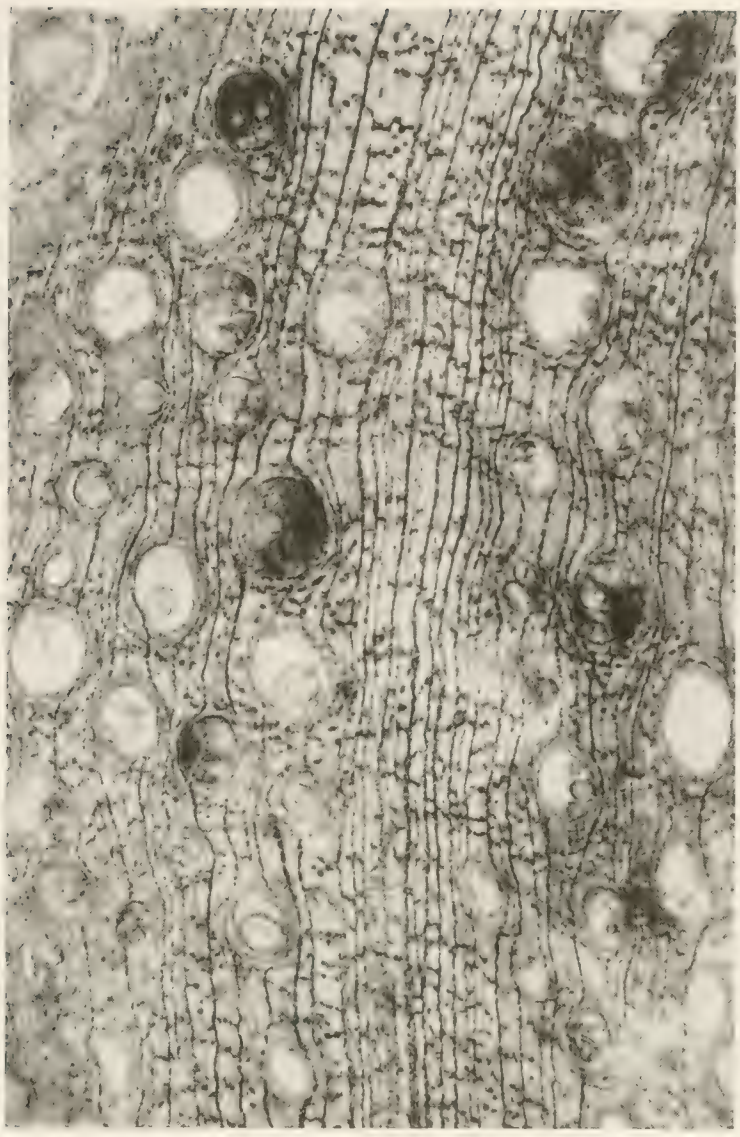


Abb. 1. *Bombacoxylon* cf. *oweni*. Querschliff im Bereich einer Grenzzone von kleinen zu größeren Gefäßen, × 40.

F a s e r n des Grundgewebes im Querschnitt überwiegend polygonal, quadratisch, häufig nur 1–2 Reihen zwischen zwei Holzstrahlen, seltener bis 11 Reihen, etwa 9 Faserreihen auf 100 µm tangentialer Erstreckung, Durchmesser der Fasern 10–16 µm, Wände mit zahlreichen rundlichen Tüpfeln, 5–7 µm.

P a r e n c h y m apotracheal und diffus, spärlich vasizentrisch, perlschnurartige Parenchymzellen häufig in kurzen, einreihigen Bändchen; radiale Abstände der Bändchen oft nur 26–78 µm, seltener bis 182 µm; die zarten, dunklen Parenchymbändchen kreuzen sich im Querschliff netzartig mit den ebenfalls dunklen Holzstrahlen; Parenchymzellen im Querschliff rundlich bis rechteckig, 8–18–25 µm, vertikal soweit meßbar, 14–21 µm, Tüpfel etwa 7 µm.

H o l z s t r a h l e n einreihig, 6–19 Zellen (130–330 µm) hoch, 1-reihiger Strahl z. B. 8 Zellen (156 µm) hoch, ein zweireihiger 28 Zellen (522 µm) hoch; Holzstrahlzellen schwach heterozellular, vertikal gestreckt oder quadratisch, vertikal 15–28 µm, tangential 15–20 µm, im Tangentialschliff mehrfach mit hellen, rhomboiden Einzelkristallen, Durchmesser der Kristalle etwa 13 µm; tangentialer Abstand dicht nebeneinander liegender Holzstrahlen 26–78 µm, maximal 17–21 Strahlen je mm.

V e r g l e i c h m i t r e z e n t e n T a x a: Das im Querschliff zarte und sich mit den dicht benachbarten Holzstrahlen kreuzende apotracheale Holzparenchym ergibt zusammen mit

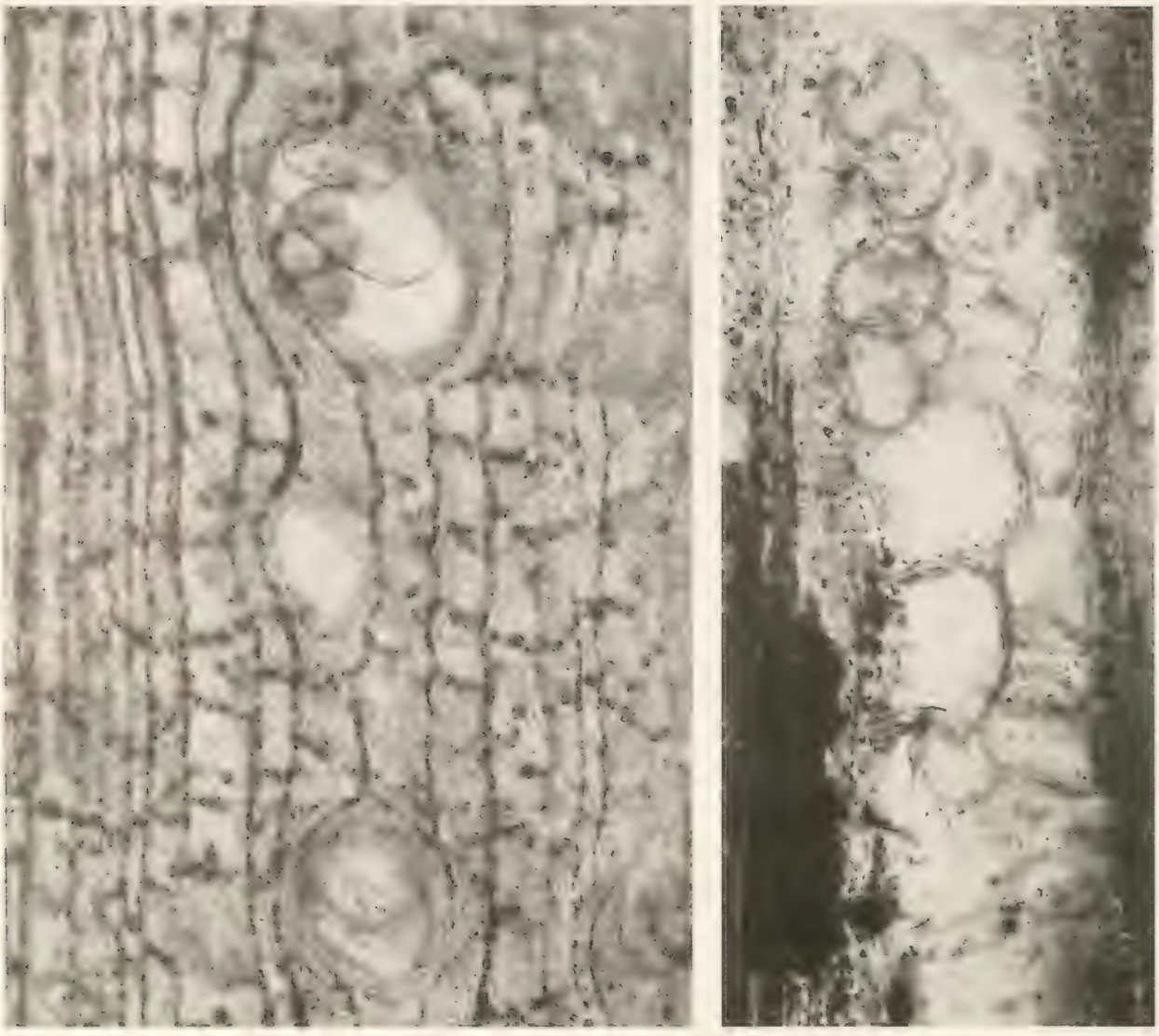


Abb. 2. *Bombacoxylon* cf. *oweni*. Querschliff (links), Gefäße mit Thyllen, netzförmiges Muster zwischen apotrachealen Parenchymbändchen und Holzstrahlen; × 100. – Tangentialschliff (rechts), dünnwandige, blasenförmige Thyllen in einer Wasserleitbahn; × 160.

den restlichen Merkmalen eine charakteristische anatomische Kombination. Diese taxonomisch wichtigen Merkmale sind in entsprechender Variation bei den Familien Bombaceae, Malvaceae und Sterculiaceae vertreten. Die konstante Ausbildung von Thyllen, von schmalen Holzstrahlen sowie die Neigung der Holzstrahlen zum Stockwerkbau trennen die Familien und sprechen für die Gattung *Bombax* L. Obwohl beim vorliegenden Holzrest nicht alle wünschenswerten Merkmale erhalten sind, deutet das anatomische Gesamtbild auf die Gattung *Bombax* .

Rezente Verbreitung: Die altweltliche Vergleichsgattung *Bombax* L. wächst heute in den Monsunwäldern Asiens. Die Bäume erreichen bis zu 45 m Höhe. Nach PURKAYASTHA (1996) umfaßt die Gattung *Bombax* L. acht Baumarten, verbreitet in Afrika sowie im tropischen Asien.

Vergleich mit fossilen Taxa: Von etwa 16 Fundstellen sind bisher Tertiärhölzer mit dieser auffälligen Struktur beschrieben, erstmals 1859 aus Ägypten. Um Wiederholungen beim Vergleich mit den vielen *Dombeyoxyla* (*Bombacoxyla*)-Funden zu vermeiden, wird auf die Arbeiten von GOTTWALD (1969, 1994, 1997) und SELMEIER (1985) verwiesen. – Sedimente des tieferen Eozäns und des Paläozäns lieferten wiederholt Pollen von *Bombax* L. (KRUTSCH 1970, 1976).

Literatur (Fossile Taxa): Beauchamp, Lemoigne & Petrescu 1973; Berry 1924; Biondi, Koeniguer & Privé-Gill 1985; Carruthers 1870; Charrier 1967; Chiarugi 1928; Edwards 1931; Falqui 1906; Felix 1887; Koeniguer 1967; Kräusel 1939; Lemoigne 1978; Privé-Gill & Pelletier 1981; Schenk 1883; Schuster 1910 (Nach Gottwald 1997 u. Selmeier 1985).

Bestimmung: Das vorliegende Fundstück zeigt nicht mehr alle wünschenswerten anatomischen Merkmale. Es wird daher einschränkend mit (cf.) zur oft beschriebenen Art *Bombacoxylon* cf. *oweni* (Carr.) Gottwald gestellt.

Material: Sammlung R. Baumgartner, BSP 1990 IV, Bg 92; Länge 16 cm, Umfang 11 cm; 2 Objektträger mit 3 Schliffen.

Fundschicht: Untermiozäner Ortenburger Schotter.

2.2 Lauraceae

Taxonomisch-anatomische Abgrenzung

Die Holzanatomie hat in diesem Jahrhundert zunehmend an Bedeutung gewonnen und liefert wichtige Befunde für die Beurteilung taxonomisch-phylogenetischer Zusammenhänge sowie anatomische Daten für die werkstoffgerechte Verwendung zahlreicher Holzarten.

Etwa 342 Familien produzieren innerhalb der heute existierenden Vegetation sekundäres Xylem (Holz). Eine der 342 rezenten Familien sind die Lauraceen. Es ist eine große Familie mit 50 Gattungen und etwa 4000 Arten. Die Lauraceen zeigen in den holzanatomischen Merkmalen eine große intrafamiliäre Homogenität. Daher bereitet die anatomische Bestimmung niederer Kategorien vielfach Schwierigkeiten und führt zu Abgrenzungsproblemen (Gottwald 1997). Welche Merkmale für eine xylem-anatomische Differenzierung bei rezenten Lauraceen grundsätzlich zu berücksichtigen sind, hat Richter (1981) an einem umfangreichen Probenkontingent nachgewiesen. Untersucht wurden 1600 Holzproben von ca. 830 art- und 160 gattungsbestimmten Stämmen. Richter (1981) konnte an 1600 rezenten Holzproben erstmals nachweisen, daß ohne Kenntnis der 4 Merkmale (Tüpfel der Gefäße, Tüpfel der Kreuzungsfelder, apotracheales Parenchym, septierte Fasern) eine xylem-anatomische Differenzierung der Lauraceae nicht möglich ist. Bei tertiären Lauraceen-Hölzern sind diese für eine Bestimmung entscheidenden Merkmale oft nur unzureichend erhalten geblieben. Beschrieben wurden bis heute über 50 fossile Lauraceen-Hölzer, die meist den unscharf abgrenzbaren Sammelgattungen *Laurinium* Unger (1842) und *Laurinoxylon* Felix (1883) zugeordnet wurden.

Einschließlich dieser zwei Sammelgattungen existieren heute 8 Gattungen unter den bisher beschriebenen Fossilfunden. Nur 3 dieser Gattungen sind jedoch xylem-anatomisch im Vergleich mit rezenten Hölzern eingrenz- und definierbar. Die 2 älteren fossilen Sammel-Gattungen sowie 3 weitere fossile Gattungen lassen nach heutigem Kenntnisstand keinen glaubhaften Rezentvergleich unterhalb der Kategorie Lauraceae zu.

Fossile Lauraceen-Hölzer	
Anatomisch eingrenzbar mit rezenten Taxa	Nicht näher eingrenzbar
Cinnamomoxylon Gottwald 1997	*Laurinium* Unger 1842
Caryodaphnopsoxylon Gottwald 1992	*Laurinoxylon* Felix 1883
Sassafrassoxylon Brezinova & Süss 1988	*Perseoxylon* Felix 1887
Ocoteoxylon Schuster 1909	*Machilusoxylon* (Bande) Ingle 1974

Aufgrund dieser rezenten Vorgaben hat GOTTWALD (1997) erstmals die fossile Gattung *Cinnamomoxylon* aufgestellt. Sie umfaßt die Xylem-Merkmale der rezenten Gattung *Cinnamomum*, ferner Arten der Gattungen *Lindera* THUMB., *Litsea* LAM. und *Persea* MILL. Die anatomische Variationsbreite dieser Gattungen konnte GOTTWALD an 305 Arten vergleichend berücksichtigen. Alle nicht vollständig beschreibbaren fossilen Lauraceen-Hölzer verbleiben somit in der anatomisch unscharf begrenzten Gattung *Laurinoxylon* FELIX (1883). Diagnostisch relevante Merkmale wie Tüpfel, Kreuzungsfelder und septierte Fasern konnten damals noch nicht erfaßt werden. Nach GOTTWALD (1997) sind unter den aufgestellten *Laurinium/Laurinoxylon*-Hölzern nur 12 Arten ausreichend und vergleichbar beschrieben.

Cinnamomoxylon GOTTWALD 1997

D i a g n o s e: Gefäße zerstreut bis schwach halbringporig, in kurzen radialen Ketten und solitär, Durchmesser >80 µm; Durchbrechungen einfach oder einfach und kurz leiterförmig, Tüpfel alternierend, Durchmesser 8–12 µm; häufig mit dünnwandigen Thyllen. Holzstrahlen überwiegend schwach heterozellular, 2–4 Zellen breit, 250–450 µm hoch; Kreuzungsfelder „Typ I/II" (RICHTER 1981); idioblastische Sekretzellen (Ölzellen) unterschiedlich häufig an den Kantenzellen der Holzstrahlen.Vertikales Parenchym vasizentrisch bis aliform, begrenzt auch confluent; Sekretzellen unterschiedlich häufig und verschieden groß. Stützgewebe aus Fasern, dünnwandig bis mäßig dickwandig, Septen überwiegend fehlend oder nur sehr vereinzelt eingestreut; idioblastische Sekretzellen unterschiedlich häufig zwischen den Fasern.

Cinnamomoxylon cf. *limagnense* (PRIVÉ-GILL & PELLETIER) GOTTWALD 1997
(Abb. 3–5)

Sekundäres Dikotyledonenholz; Erhaltung ausreichend, verquirlte Holzstruktur im Bereich eines Astansatzes, Durchmesser maximal 3,4 mm.

G e f ä ß e zerstreutporig, 11–12 Gefäße je mm², teils schwach tangential zoniert, einzelne und Zwillingsporen, selten dreiporig, teils Tendenz zu etwas diagonaler und tangentialer Gruppierung, Holzstrahlen oft wellig den Gefäßen ausweichend; Gefäße im Querschnitt oval, in radialer Richtung gestreckt (z. B. 189 : 119 µm), große Einzelgefäße tangential 98–104–159 µm, Zwillingsporen radial 245–270 µm, tangential 98–152 µm, dreiporig z. B. 287 : 106 µm, kleine Einzelgefäße tangential 52–87 µm, Gefäße oft mit gelben Inhaltsstoffen und dünnwandigen Thyllen; Gefäßelemente 122–330 µm, intervaskulare Tüpfel alternierend, rundlich und oval, 7–10 µm, etwa 10–11 Tüpfel innerhalb einer waagrechten Linie von 80 µm; Kreuzungsfeldtüpfel, soweit erkennbar, rundlich und oval, 10 µm.

F a s e r n des Grundgewebes im Querschliff polygonal oder quadratisch, Durchmesser 14–21 µm, Wanddicke 4–5 µm, zwischen zwei Holzstrahlen 1–3–14 Reihen; hell erscheinende Sekretzellen (Idioblasten) verstreut im Grundgewebe, vertikal 72–184 µm, tangential 32–71 µm, radial bis 60 µm.

P a r e n c h y m vasizentrisch und diffus, Parenchym die Gefäße oft nur teilweise in 1–2 Lagen umhüllend, konfluentes Parenchym zwischen benachbarten Poren; Holzparenchymzellen im Querschnitt etwa 25–31 µm, vertikal z. B. 44–126 µm, tangential 27–56 µm, große Parenchymzellen im Querschnitt 50 : 28 µm oder 41 : 22 µm, rundliche Tüpfel 4,5 µm, länglich ovale Tüpfel (8–16) : (5–6)µm.

H o l z s t r a h l e n 1–2 –(3) Zellen breit, bei schwacher Vergrößerung im Tangentialschliff schmale, spitz auslaufende Spindeln, 1-reihige Strahlen mit vertikal gestreckten Zellen bis 310µm hoch, 2-reihige Strahlen (5)–16–28 Zellen (120–735 µm) hoch, tangentiale Breite zweireihiger, schmaler Strahlen ca. 35 µm, Strahlen seltener dreireihig, 15–37 Zellen (352–907

Abb. 3. *Cinnamomoxylon* cf. *limagnense* – Querschliff. Verstreute Poren, Holzstrahlen und vasizentrisch-confluentes Parenchym; × 65.

µm) hoch, ein teils 4-reihiger Holztrahl 16 Zellen (252 µm) hoch; in Astnähe verquirlte Struktur der Holzstrahlen, Astzellen polygonal, Durchmesser 12–31–(70) µm; Holstrahlzellen heterozellular, liegend, quadratisch oder vertikal gestreckt, liegende Zellen vertikal 19–25 µm, Kantenzellen vertikal bis 56 µm, Ölidioblasten als Kantenzellen bis 91 µm hoch; meist 7–9–(10) Strahlen je mm.

Vergleich mit rezenten Taxa: Die mikroskopische Struktur des vorliegenden Kieselholzes zeigt zweifelsfrei die anatomischen Merkmale der Familie Lauraceae. Innerhalb dieser Familie entspricht es der Gattung *Cinnamomum* SCHAEFFER, sowie nach RICHTER (1981) mit Einschränkungen den Gattungen *Lindera* THUMB., *Litsea* LAM. und *Persea* MILL.

Rezente Verbreitung: Die Gattung *Cinnamomum* umfaßt über 250 Baumarten in Asien und Australien, 16 davon in Indien (PURKAYASTHA 1996).

Literatur (Rezente Taxa): DESCH 1957; HAYASHI et al. 1973; JANSONIUS 1952; LECOMTE 1926; PEARSON & BRAUN 1932; RICHTER 1981a,b, 1985, 1990; RICHTER & VAN WEYK 1990;

Abb. 4. *Cinnamomoxylon* cf. *limagnense* – Tangentialschliffe. 2–3reihige Holzstrahlen mit einer idioblastischen Kantenzelle; × 210; unten links, Wasserleitbahnen mit dünnwandigen Thyllen; × 70.

Rohwer & Richter 1987; Rohwer, Richter & Van der Werff 1991 (Nach Gottwald 1997).

Vergleich mit fossilen Taxa: Unter Berücksichtigung der Neuordnung fossiler Lauraceen durch Gottwald (1997), verbunden mit der Aufstellung von *Cinnamomoxylon* nov. comb., zeigt das vorliegende Holz die größte Ähnlichkeit mit *Cinnamomoxylon limagnense* (Privé-Gill & Pelletier) Gottwald 1997.

Bestimmung: Das vorliegende Kieselholz wird einschränkend mit (cf.) dieser vor kurzem neu aufgestellten fossilen Gattung zugewiesen. Unterschiede einzelner Merkmale werden als biologisch bedingte Variation angesehen.

Material: Sammlung R. Baumgartner, BSP 1990 IV, Bg 131; Länge 21,5 cm, Breite 21 cm; 4 Objektträger mit 5 Schliffen.

Fundschicht: Untermiozäner Ortenburger Schotter.

Abb 5. *Cinnamomoxylon* cf. *limagnense* – Tangentialschliff mit verquirlter Holzstruktur am Rand eines 3,4 mm großen Astansatzes; × 120.

2.3 Meliaceae

Carapoxylon (Mädel 1960) emend. Gottwald 1997

Diagnose: Gefäße in kurzen radialen Ketten und solitär, Durchmesser 100–190 µm, Gefäße 5–20 je mm²; Durchbrechungen ausschließlich einfach, Tüpfel alternierend, Durchmesser 3–3,5 µm; Holzstrahlen 1–4-reihig, 250–380 µm hoch, schwach heterozellular; teils unterschiedlich deutlich mit Stockwerkbau. Kreuzungsfelder mit zerstreuten rundlichen Tüpfeln, Tüpfel wie zwischen Gefäßen; Kristalle möglich. Vertikales Parenchym überwiegend apotracheal in marginalen Bändern und Bandstücken, 2–4 Zellen breit, häufig schizo-lysigen erweitert, vereinzelt auch eingestreut; außerdem schwach vasizentrisch. Stützgewebe aus septierten Fasern, Durchmesser 12–16 µm, Wandstärken < 6 µm. Inhalte aus gelblich- bis rötlich-braunen amorphen Massen („Gummi") in allen Zellen möglich, besonders in den schizo-lysigenen Erweiterungen des marginalen Parenchyms.

Carapoxylon cf. *xylocarpoides* GOTTWALD 1997
(Abb. 6–9)

Sekundäres Dikotyledonenholz; feinstrukturelle Merkmale teils ausreichend erhalten.

Z u w a c h s z o n e n kaum erkennbar und wenig ausgeprägt, terminale Parenchymbänder und etwas kleinere Gefäße markieren die Begrenzung.

G e f ä ß e zerstreutporig, einzeln und radial zu 2–3, rundlich bis oval, häufig mit dunkelbraunen amorphen Substanzen erfüllt, 10–12 Gefäße je mm², Einzelgefäße tangential 90–155 µm, dreiporige z. B. radial 330 µm, tangential 122 µm, Länge der Gefäßelemente 20–570 µm, Gefäße von Fasern oder spärlich von Parenchym umgeben, sonst an Holzstrahlen grenzend, Durchbrechungen einfach, wenig geneigt, Durchbrechungen fast stets mit dunklen amorphen Substanzen belegt, intervaskulare Tüpfel alternierend, dicht gedrängt, sehr klein, 3–4 µm; Tüpfel der Kreuzungsfelder, soweit erkennbar, wie die der Gefäße.

Abb. 6. *Carapoxylon* cf. *xylocarpoides*. – Querschliff. Zerstreutporige Gefäße mit dunklen Inhaltsstoffen und marginalem Parenchymband; × 25.

F a s e r n des Grundgewebes radial gereiht, meist 2–7–11 Reihen zwischen zwei Holzstrahlen, im Querschnitt polygonal und quadratisch, Durchmesser 14–18 µm, Wandstärke etwa 2 µm, deutlich septiert, Länge der septierten Abschnitte 20–66 µm.

P a r e n c h y m schwach vasizentrisch in meist unterbrochenen 1–3-zelligen Lagen um die Gefäße, daneben apotracheal verlaufende marginale Parenchymbänder, 4–6 Zellen breit, radialer Abstand der Bänder 180–205 µm, Parenchymzellen im Durchmesser 23–29 µm, vertikal 40–74, radial 28–32 µm.

H o l z s t r a h l e n 1-2-(3)-reihig, Tendenz zu stockwerkartiger Anordnung (IAWA list 1989; feature 122), Höhe der Holzstrahlen 210–530 µm, ein 1-reihiger Strahl z.B. 6 Zellen (220 µm) hoch, ein 2-reihiger z. B. mit 11 Zellen (340 µm), Höhe 2-reihiger Strahlen bis 510 µm, Holzstrahlzellen schwach heterozellular, liegende Zellen vertikal 19–25 µm hoch, Kantenzellen bis 62 µm; Holzstrahlzellen häufig mit dunklen, amorphen Massen angefüllt, mehrfach Holzstrahlzellen mit rhomboiden Einzelkristallen, Seitenlänge der Kristalle 12–14 µm; 9–11 Strahlen je mm.

Abb. 7. *Carapoxylon* cf. *xylocarpoides*. Tangentialschliff. – Holzstrahlen mit Tendenz zu stockwerkartiger Anordnung, Faserzellen septiert; × 100.

Vergleich mit rezenten Taxa: Abgesehen von (fehlenden) schizo-lysigenen Veränderungen, ist die erkennbare Merkmalskombination nur bei der Gattung *Xylocarpus* KOEN. (sensu *Carapa xylocarpoides*) zu beobachten. Die Holzstrahlen des Fossilrestes sind überwiegend 2-reihige, schmale Spindeln und zeigen eine Tendenz zum Stockwerkbau, die Fasern sind deutlich septiert.

Rezente Verbreitung: Südost-Asien, Australien, Ostafrika. Die Gattung *Xylocarpus* KOEN., eine Mangrove, besteht aus nur 3–(5) Arten. Sie wächst als „halbtrockene" Mangrove innerhalb der landseitigen Zone oder bevorzugt die Ufer küstennaher Zuflüsse.

Literatur (Rezente Taxa): BURGESS 1966; DE FREITAS 1955; HAYASHI et al. 1973; JANSONIUS 1952; LECOMTE 1926; OGATA 1975–1983; PEARSON & BROWN 1932 (Nach GOTTWALD 1997).

Vergleich mit fossilen Taxa: Dem rezenten Formenkreis der Gattung *Xylocarpus* (Xylocarpaceae) entspricht die fossile Gattung *Carapoxylon* MÄDEL (1960). Bei anatomischen Beschreibungen von *Carapoxylon ortenburgense* SELMEIER (1985,1989) wurde eine schwach ausgeprägte Tendenz der Holzstrahlen zu Stockwerkbau nicht erwähnt. GOTTWALD (1997) hat dieses Merkmal mit der Aufstellung der neuen Art *Carapoxylon xylocarpoides* entsprechend berücksichtigt.

Das vorliegende Holz (Bg 154) wird dieser Art einschränkend mit (cf.) zugewiesen. Die bisweilen 3-reihigen Holzstrahlen (Abb. 7) sind auch bei GOTTWALD (1997, Taf. V, Abb. 44) eindeutig und zweifelsfrei erkennbar und widersprechen offensichtlich nicht der Feststellung von GOTTWALD (1997: 30) „1–2-reihig".

Erwähnt muß werden, daß aus dem Ortenburger Schotter (Slg. R. BAUMGARTNER) derzeit viele weitere Hölzer von *Carapoxylon* div. mit apotrachealen Parenchymbändern und schizolysigenen Erweiterungen vorliegen. Diese Hölzer sind in den übrigen Merkmalen dem vorliegenden Fossilrest ähnlich.

Literatur (Fossile Taxa): Artenlisten – GOTTWALD (1997), SELMEIER (1983, 1985, 1989).

Bestimmung: *Carapoxylon* cf. *xylocarpoides* GOTTWALD 1997.

Material: Sammlung R. BAUMGARTNER, BPS 1990 IV, Bg 154; Länge 9 cm, Umfang 11 cm; 3 Objektträger mit 4 Schliffen.

Fundschicht: Untermiozäner Ortenburger Schotter, Rauscheröd.

3. Gehölzflora des Ortenburger Schotters

3.1 Zuwachszonen tropischer Laubhölzer

Unterschiedliche Niederschlagsmengen, Überflutungen im Wechsel mit extremer Trockenheit, Schwankungen der Temperatur und veränderte Lichtverhältnisse verursachen auch bei Laubhölzern tropischer Standorte einen am Querschnitt erkennbaren Einfluß auf den Zuwachs. Die rezenten tropischen Laubholzarten bilden, abhängig von diesen Umwelteinflüssen, meist schwach ausgeprägte Zuwachszonen, jedoch keine typischen „Jahrringe". Veränderungen der mikroskopischen Holzstruktur zeigen sich vorwiegend im Querschnitt: Unterschiedliche Porendichte, abnehmender tangentialer Durchmesser der Gefäße, radiale Verkürzung von Holzfasern, apotracheale und marginale Parenchymbänder verbunden mit schizolysigenen Erweiterungen. Farbige, eingelagerte Substanzen werden als Reaktion auf biologischen Streß wie Rindenbrand oder extreme Schwankungen des Grundwasserspiegels gedeutet (GOTTWALD 1997, SCHEIBER 1965).

Die Querschliffe der 3 vorliegenden Kieselhölzer zeigen, wie erwähnt und abgebildet, ebenfalls die typischen, schwach ausgeprägten Veränderungen der Holzstruktur. Über experimentelle Untersuchungen hinsichtlich der Periodizität des Wachstums tropischer Laubgehölze berichten ECKSTEIN, SAAS & BAAS (1995).

3.2 Tropische Gehölzflora

Nachfolgend sind die bis heute bestimmbaren Kieselhölzer des Ortenburger Schotters, Fundstelle Rauscheröd, angeführt. Fossile Taxa mit *) gehören zu Gehölzen, deren heutige Vergleichsgattungen altweltlich und rein tropisch verbreitet sind. Die 3 in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Hölzer *Bombacoxylon*, *Cinnamomoxylon* und *Carapoxylon* gehören ebenfalls zu *).

Familie	Fossile Taxa	Anzahl derHölzer
Gymnospermae	*Taxodioxylon* sp.	14
Bombacaceae	*Bombacoxylon oweni* *	5
Ebenaceae	*Eudiospyroxylon* cf. *multiradiatum**	1
Ebenaceae	*Euebenoxylon polycristallum*	1
Ericaceae	*Ericaceoxylon macroporosum*	1
Euphorbiaceae	*Euphorbioxylon ortenburgense**	1
Fagaceae	*Castanoxylon* div.	6
Fagaceae	*Quercoxylon* sp.	2
Flacourtiaceae	*Homalioxylon europeum* et sp.*	3
Lauraceae	*Laurinoxylon* div.	5
Lauraceae	*Cinnamomoxylon* div*.	13
Meliaceae	*Carapoxylon xylocarpoides**	2
Meliaceae	*Carapoxylon ortenburgense**	17
Meliaceae	*Carapoxylon* div.*	56
Meliaceae	*Cedreloxylon cristalliferum**	1
Myricaceae	*Myricoxylon zonatum*	3
Myricaceae	*Myricoxylon* sp.	15
Tiliaceae	*Grewioxylon autumnalis**	5
Tiliaceae	*Grewioxylon neumaieri**	3
Tiliaceae	*Grewioxylon ortenburgense**	6
Tiliaceae	*Grewioxylon* div.*	11
Palmae	*Palmoxylon* sp.	9
	Gesamtzahl der Holzfunde	180

Überblickt man die Liste, so fällt auf, daß 75 verkieselte Einzelfunde *Carapoxylon*-Hölzer aus der Familie der Meliaceae sind. Wie anatomisch eingehend überprüft, kommt als rezente Vergleichsgattung neben *Carapa* sp. nur *Xylocarpus*, sensu *Carapa xylocarpoides*, in Frage. Arten dieser Vergleichsgattung, Formationsklasse „Mangrove", wachsen rezent am landseitigen Rand der „Tidal Forests" oder in Ufernähe von Küstenflüssen (Gottwald 1997).

Alle übrigen mit *) gekennzeichneten fossilen Taxa haben ebenfalls rezente Vergleichsgattungen mit altweltlichen, rein tropischen Biotop-Arealen.

Eine derart auffällige Kombination von Kieselhölzern mit rein tropischen Vergleichsgattungen ist – bezogen auf eine untermiozäne Schüttung – bisher unbekannt. Die Fundstelle Rauscheröd nimmt diesbezüglich eine Sonderstellung ein.

Anatomische Fehlbestimmungen der Kieselhölzer des Ortenburger Schotters sind ausgeschlossen. Die Holzbestimmungen *Bombacoxylon*, *Carapoxylon* und *Grewioxylon* (Selmeier 1983, 1985, 1989) wurden von Gottwald nicht nur bestätigt, sondern übernommen und teils erweitert. Gottwald (1997) konnte in Hamburg-Lohbrügge (BFH) die Dünnschliffe der Kieselhölzer aus Rauscheröd mit einem großen rezenten Probenkontingent vergleichen und somit alle Bestimmungen zweifelsfrei absichern. Die Bundesforschungsanstalt für Forst- und

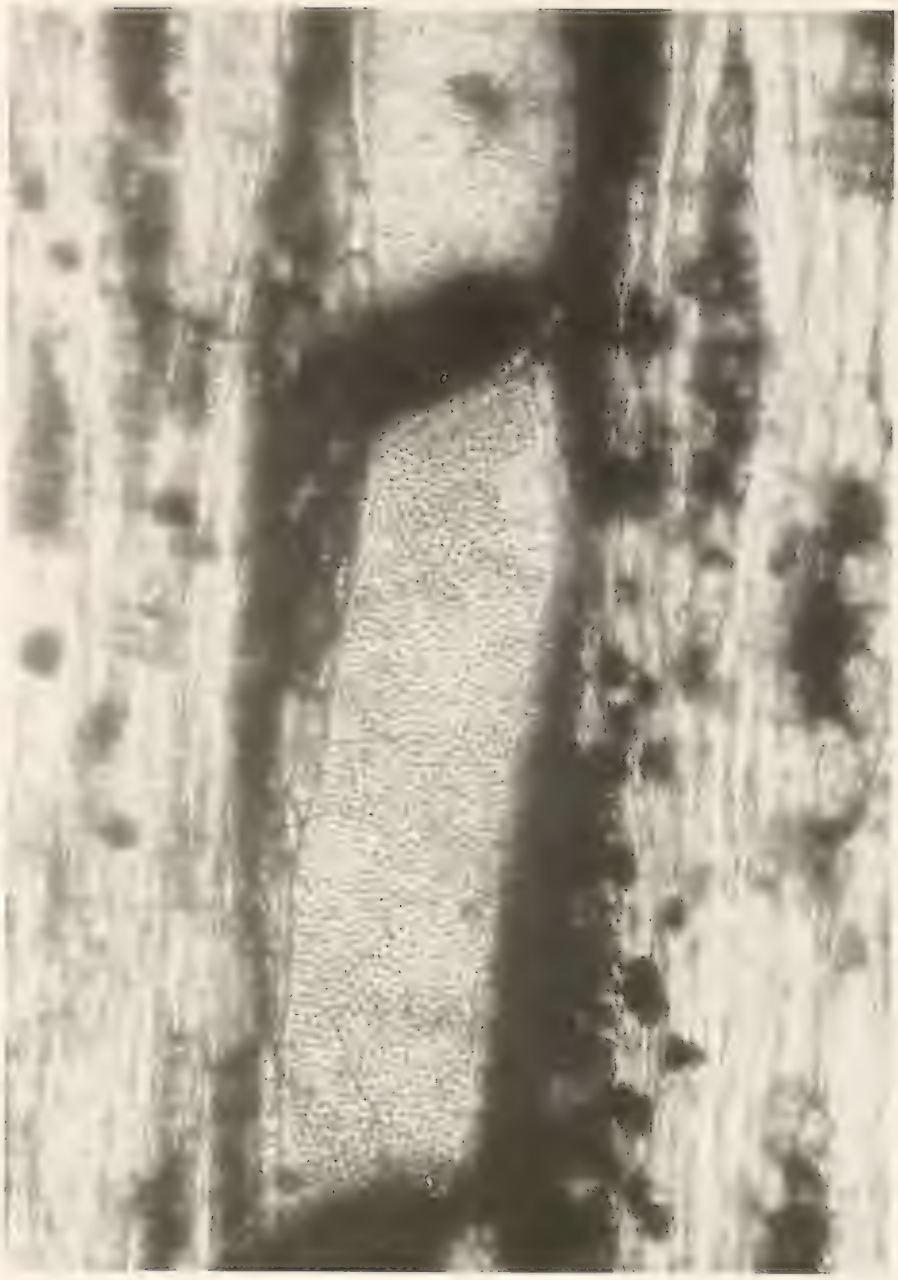


Abb. 8. *Carapoxylon* cf. *xylocarpoides*. – Tangentialschliff. Gefäßwände mit alternierenden, 3–4 µm kleinen Hoftüpfeln, Durchbrechungen einfach, mit dunklen Inhaltsstoffen belegt; × 150.

Holzwirtschaft (BFH), Hamburg-Lohbrügge, verfügt über die größte mitteleuropäische Xylothek. Die Holz- und Dünnschnittsammlung umfaßt derzeit rezente Hölzer von etwa 23 000 Bäumen, Sträuchern und Lianen aus allen Klimazonen der Erde.

3.3 Mangrove *Xylocarpus* (Abb. 10)

Die fossile Gattung *Carapoxylon* (Mädel 1960) emend. Gottwald 1997, umfaßt die mikroskopischen Holzmerkmale der Gattung *Carapa* Aubl, sowie die etwas abweichenden Merkmale der Gattung *Xylocarpus* Koen. (Gottwald 1997; Selmeier 1983, 1989) Die tropisch asiatisch-australisch-ostafrikanische Gattung *Xylocarpus* Koen. besteht nur aus 3–(5) Arten.

Wuchsformen: Niedere, bis 18 m hohe Bäume, Brettwurzeln, teils mit krüppelhaftem, Apfelbaum-ähnlichem Wuchs, Fiederblätter, Rinde platanenartig. *Xylocarpus granatum*, Syn-

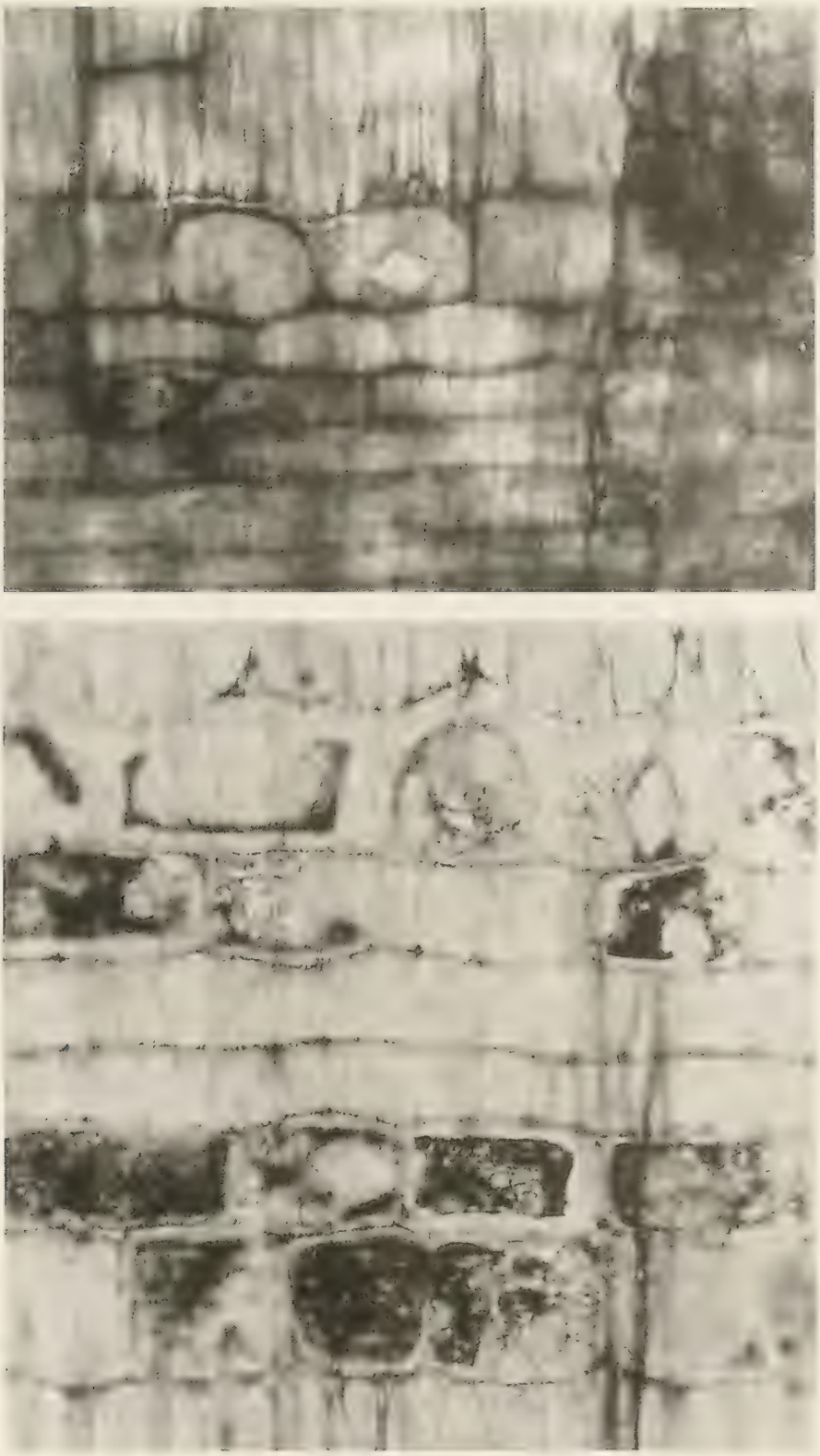


Abb. 9. *Carapoxylon* cf. *xylocarpoides*. Radialschliffe mit heterozellularen Holzstrahlen, rhomboiden Einzelkristallen und dunklen, amorphen Inhaltsstoffen. Oben, × 280; untern, × 420.

onym *X. obvatus* (Bl.) A. Juss., hat dicke, korkartige Samenschalen. Die Früchte springen wie Granaten auf und geben die gut im Meerwasser schwimmenden Samen frei.

S t a n d o r t e : Trockene oder schlickige Biotope in unmittelbarer Nähe altweltlicher tropischer Küsten, Standorte an landeinwärts führenden, teils brackischen Flußufern, trockene Standorte am landseitigen Rand der „Tidal Forests", landseitiger Rand des Mangrovegürtels

Abb. 10. Biotop der Mangrove *Xylocarpus moluccensis*, senu *Carapa xylocarpoides*. Die schlangenartig gewundenen Brettwurzeln gehören zu *Xylocarpus moluccensis*, die Pneumatophoren im Hintergrund stammen von der Mangrove *Brugiera gymnorrhiza*. – Aufnahme: VON FABER in (FRANKE 1938).

an der Grenze zum beginnenden Regenwald. Die Wurzeln der „Festland-Mangrove" werden oft nur bei hohen Fluten vom Wasser überspült.

Rezente Verbreitung: Mangrovearten *Xylocarpus granatum* und *X. moluccensis* (FRANKE 1938, WARBURG 1921, WALTER 1973, PURKAYASTHA 1996, GOTTWALD 1997) und W. MACNAE (schriftlich): Andamanen, Australien, Borneo, Birma (Myanmar), Java, Madagaskar, Malaysische Halbinsel, Neuguinea, Ostafrika, Ost-Thailand, Philippinen, Sri Lanka, Sumatra, Viet Nam.

3.4 Pollenspektrum von Rauscheröd

Nach SEITNER (1987: 240) zeigt das Liegende der Pflanzenlager von Rauscheröd ein Pollenspektrum, das in der Häufigkeit seines Nachweises zweifelsfrei auf Meeresnähe deutet: Küstennahe Pinaceen-Wälder und Pflanzengemeinschaften (tropischer) Regenwälder, belegt durch *Calamus*- und *Daemonorops*-Pollen. Diese monokotylen Palmen-Gattungen, *Daemonorops* und *Calamus* (Kletter- oder Rotangpalmen) sind heute in SO-Asien, Australien und Afrika verbreitet. Die kriechenden Wurzelstöcke von *Calamus* entwickeln fortlaufend neue Stämme (Spanisches Rohr).

Ähnlich wie das erwähnte Pollenspektrum deuten auch zahlreiche Holzreste aus Rauscheröd, vor allem die landseitige Mangrove *Carapoxylon*, sensu *Xylocarpus*, auf Meeresnähe. Nach SEITNER (1987: 224) gelten als typische Regenwaldelemente: *Ampelopsis*, Araliaceae, Bombacaceae, *Calamus*, *Mastixia*, Meliaceae, *Palmae*, *Parthenocissus*, Sapotaceae und Symplocaceae. Die Familien Bombacaceae und Meliaceae sind durch verkieselte Holzreste ebenfalls seit den Erstfunden (SELMEIER 1983,1985, 1989) in Rauscheröd vielfach nachweisbar.

3.5 Tropischer Tieflandwald

Beim Versuch, eine Vorstellung der einstigen Bewaldung zu erhalten, verweist GOTTWALD (1997) auf die sehr spezifische Formationsklasse „Mangrove", Gattung *Carapoxylon*, sensu *Xylocarpus*. Diese Mangrove wächst, wie erwähnt, entweder in Ufernähe von Küstenflüssen oder am landseitigen Rand der „Tidal Forests". Die *Carapoxylon*-Hölzer sind unter den Kieselhölzern des Ortenburger Schotters die mit großem Abstand häufigsten Fundstücke. Unter Einbeziehung der anderen tropisch verbreiteten Vergleichsgattungen, deutet alles auf einen tropischen Tieflandwald mit großen Sträuchern sowie wechselgrünen und immergrünen Laubbäumen. Als Vergleich wird eine heute in SO-Asien verbreitete, von Holzpflanzen dominierte Vegetation eines lichten, küstennahen Waldes angenommen.

Beobachtungen und Studien der strandnahen Gehölzflora durch Prof. H. GOTTWALD in SO-Asien und Papua Neuguinea belegen nach GOTTWALD (1997: 44) zwingend, daß im Unteren Miozän des Ortenburger Schotters die klimatischen Voraussetzungen für diese tropische Tieflandvegetation nicht mehr gegeben waren.

3.6 Geologisches Alter der Hölzer

Der Ortenburger Schotter, eine typisch schräggeschichtete, fluviatile Deltaschüttung, wurde am Südrand der Böhmischen Masse in nordwestlicher Richtung sedimentiert. Gesichertes geologisches Alter des Ortenburger Schotters: Jungtertiär, Unteres Miozän (GRIMM 1977; BAUBERGER & UNGER 1984; ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986; HAGN, HEISSIG & SCHLEICH 1990; UNGER 1984, 1995).

Nach HEISSIG (1997): MN-Zone 4b.

Die ersten xylem-anatomisch identifizierten Kieselhölzer des Ortenburger Schotters, rezent tropisch verbreitete Bombacaceen, Meliaceen und Tiliaceen, wurden damals altersmäßig als „Unter-Miozän" oder „aus dem Ottnang stammend" eingestuft (SELMEIER 1983, 1985, 1986, 1989). Dieses für die Hölzer angenommene Alter ist nach GOTTWALD (1997) nicht zutreffend.

Die in jüngster Zeit in großer Anzahl von GOTTWALD (1997) zusätzlich identifizierten fossilen Hölzer mit rein tropischen Vergleichsgattungen können nach GOTTWALD keineswegs unter den klimatischen Bedingungen des Unter-Miozäns gewachsen sein.

4. Dank

Für die Anfertigung der Dünnschliffe danke ich Herrn H. MERTL, für Fotarbeiten Herrn G. BERGMEIER und Herrn R. R. ROSIN (Filmentwicklung, Bildabzüge). Der anatomische Vergleich mit rezenten Dünnschnitt-Präparaten einer großen Xylothek sowie die Benützung von Spezialliteratur am Institut für Holzforschung der Technischen Universität, Winzererstraße 45, D-80797 München, ermöglichten die Identifizierung der Holzfossilien. Herrn Dr. DIETGER GROSSER, Akademischer Direktor, gilt hier mein besonderer Dank.

5. Literatur

BAUBERGER, W., UNGER, H. J. et al. (1984): Geologische Karte von Bayern 1:25000. Erläuterungen zu Blatt-Nr. 7446 Passau. – 175 S., 28 Abb., 16 Tab., 8 Beil.; München (Bayer. Geol. Landesamt).

Bayerisches Geologisches Landesamt [Hrsg.] (1996): Erläuterungen der Geologischen Karte von Bayern 1 : 500 000. – 4. Aufl., 329 S.; München.

ECKSTEIN, D., SAAS, U. & BAAS, P.[Hrsg.], (1995): Growth Periodicity in Tropical Trees. – IAWA Journal, **16**: 323–442, 10 Abb., 1 Tab.; Leiden.

FRANKE, A. (1938): Botanische, ökologische und waldbauliche Hinweise zu den afrikanischen Mangroven. – Kolonialforstliche Merkblätter (Mangroven), Reihe **4**, 14 S., 23 Abb.; Hamburg, Reinbek.

Gottwald, H. (1969): Zwei Kieselhölzer aus dem Oligozän von Tunis, *Bombacoxylon oweni* und *Pseudolachnostyloxylon weylandii*. – Palaeontographica, B, **125**: 112–118, 1 Taf.; Stuttgart.

Gottwald, H. (1994): Tertiäre Hölzer aus dem Chindwinn-Bassin im nordwestlichen Myanmar (Birma). – Documenta naturae, **86**: 1–90. 28 Abb., 2 Tab., 9 Taf.; München.

Gottwald, H. (1997): Alttertiäre Kieselhölzer aus miozänen Schottern der ostbayerischen Molasse bei Ortenburg. – Documenta naturae, **109**: 1–83, 24 Abb., 4 Tab., 11 Taf.; München.

Grimm, W.-D. (1977): Erd- und Landschaftsgeschichte der Umgebung von Griesbach im Rottal. – Therme, Kulturhefte, **1**: 7–13, 8 Abb., 1 Profil; Griesbach i. Rottal.

Hagn, H., Heissig, K. & Schleich, H. (1990): Die jungtertiäre Molasse zwischen Vilshofen und Passau. – Der Bayerische Wald, **23**: 25–30, 1 Abb.; Passau.

Heissig, K. (1997): Eine Lokalzonierung der Oberen Süßwassermolasse Bayerns und ihre biostratigraphische Korrelation. – In: Treffen der Molasse-Geologen 1997, 12.–13. Dezb. in Laimering/Augsburg, S. 8–9; München (Kurzfassung Vorträge).

IAWA Committee on Nomenclature (1989): IAWA list of microscopic features for hardwood identification (Wheeler, Baas, Gasson [eds.]) – IAWA Bull., n.s., **10**: 219–332, 190 Abb.; Leiden (Rijksherbarium).

Krutzsch, W. (1970): Einige neue Pollenformen aus den Familien Tiliaceen, Bombacaceen und Sterculiaceen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär. – Jb. Geol., **3**: 275–307, 2 Abb., 2 Tab., 7 Taf.; Berlin.

Krutzsch, W. (1976): Die Mikroflora der Braunkohle des Geiseltales, Teil IV. – Abh. Zentr. Geol. Inst. Berlin, **26**: 47–92, 4 Abb., 8 Tab.; Berlin.

Mädel, E. (1960): Mahagonihölzer der Gattung *Carapoxylon* n. g. (Meliaceae) aus dem europäischen Tertiär. – Senk. Leth., **41**: 393–421, 6 Abb., 6 Taf.; Frankfurt a. M.

Pfeil, F. & Werner, W. (1991): Sammlung R. Baumgartner. – In: Jahresbericht 1990 und Mitteilungen, S.12– 21, 4 Taf.; Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München e.V; München.

Purkayastha, S. K. (1996): A Manual of Indian Timbers. – 614 S.; Calcutta (Sribhumi Publ. Comp.).

Richter, H. G. (1981): Anatomie des sekundären Xylems und der Rinde der Lauraceae. – Sonderbände Naturwiss. Ver. Hamburg, **3**: 52 Abb., 13 Tab., 2 Taf.; Hamburg u. Berlin (J. Jungius-Ges.).

Scheiber, C. (1965): Tropenhölzer. – 398 S., 301 Abb., 25 Tab.; Leipzig (VEB).

Seitner, L. (1987): Miozäne Mikrofloren aus Sedimenten der Süßbrackwassermolasse und der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands. – 352 S., I–XVI, 4 Tab.,14 Diagr.; München (Fotodruck).

Selmeier, A. (1983): *Carapoxylon ortenburgense* n. sp. (Meliaceae) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 95–117, 6 Abb., 4 Taf.; München.

Selmeier, A. (1985): Jungtertiäre Kieselhölzer (Bombacaceae, Tiliaceae, Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). – Münchner Geowiss. Abh., Reihe A, Geologie und Paläontologie, **6**: 89–140, 9 Abb., 10 Taf.; München.

Selmeier, A. (1986): Jungtertiäre Kieselhölzer aus Rauscheröd (Niederbayern). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **86**: 249–260, 2 Abb., 2 Taf.; Frankfurt a. M.

Selmeier, A. (1989): Ein verkieselter Mahagonistamm (Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter. – Naturwiss. Z. für Niederbayern, **31**: 81–106, 15 Abb.; Landshut.

Selmeier, A. (1994): Kieselhölzer aus dem Donauraum zwischen Regensburg und Passau. – Der Bayerische Wald, **8**: 9-19, 13 Abb.; Grafenau.

Selmeier, A. (1998a): *Euphorbioxylon ortenburgense* n. sp. from the East Bavarian Molasse with disjunctive ray cell walls.– Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 259– 273, 1 Abb., 2 Tab.; München.

Selmeier, A. (1998b): Aufsammlung von Kieselhölzern aus tertiären Schichten Süddeutschlands, der Schweiz und aus Österreich. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **38**: 275-300, 10 Abb., 7 Tab.; München.

Unger, H. J. (1984): Geol. Karte von Bayern 1:50000, Erläuterungen zum Blatt Nr. Griesbach im Rottal. – 245 S.; Bayer. Geol. Landesamt München.

Unger, H. J. (1995): Der Ortenburger Schotter in Bohrungen Ostniederbayerns. – Documenta naturae, **95**: 22– 68, 11 Abb., 3 Taf.; 1995.

Vozenin-Serra, C., Privé-Gill & Ginsburg, L. (1989): Bois miocènes du gisement de Pong, Nord-West de la Thailande. – Review Palaeobotany Palynology, **58**: 333–355, 1 Abb., 4 Taf.; Amsterdam.

Walter, H. (1973): Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Hinsicht, 1., Die tropischen und subtropischen Zonen. – 743 S., 470 Abb., 135 Taf.; Stuttgart (G. Fischer).

Warburg, O. (1921): Die Pflanzenwelt, 2. – 544 S., 292 Abb., 24 Taf.;Leipzig und Wien.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süsswasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–58, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Richtlinien für die Autoren

Artikel zur Veröffentlichung in den Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie sind zu senden an die Schriftleitung:

Prof. Dr. Kurt Heißig, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10/II, 80333 München

Einsendeschluß ist jeweils der 31. Mai.

Die Texte sind grundsätzlich ausgedruckt und auf Diskette einzureichen. Der Umfang eines Artikels sollte einschließlich der Tafeln 30 Druckseiten nicht überschreiten. Außer in Deutsch werden Artikel in den Verhandlungssprachen der EU akzeptiert.

Der Überschrift sollten folgen: Die Autorennamen (zentriert) mit Adressen (als Fußnote), darunter die Anzahl der Abbildungen, Tabellen und Tafeln (zentriert), darunter Kurzfassungen in Deutsch und einer oder mehreren Fremdsprachen, bei längeren Texten ein Inhaltsverzeichnis ohne Angabe der Seitenzahlen.

Eine ausgeschriebene Gliederung sollte dem Dezimalsystem folgen.

Für den Datenträger werden folgende **Schreibprogramme** akzeptiert: Alle Versionen von MS Word, WordPerfect, Quark XPress, PageMaker.

Folgende **Formatiermerkmale** sollen auf dem Datenträger vorhanden sein:

Autorennamen (auch mit Vorname) in Kapitälchen (keinesfalls groß!)

Fossilnamen (nur Gattungs- und Artniveau) in Kursiv

Gesamtüberschrift: Fett, zentriert

Überschriften 1. Grades: Fett, zentriert

Überschriften 2. Grades: Normal, zentriert (evtl. gesperrt)

Absätze sind nur durch (automatische! oder Tab.) Einrückung, nicht durch Leerzeilen voneinander zu trennen.

Tabellen sind entweder in reprofähiger Form beizugeben oder computergeneriert auf der Diskette (EPS-, TIFF-Format) zu speichern. Im zweiten Fall sollen sie in das Satzspiegelformat der Mitteilungen passen: 126 x 198 mm. Reprofähige Tabellen werden auf Satzspiegel verkleinert falls nötig. Die Schriftgröße sollte darauf eingerichtet werden, daß die Tabelle dann lesbar bleibt.

Textabbildungen und **Tafeln** sind im Original, notfalls mit Verkleinerungsmaßstab beizugeben. Falls eine Verkleinerung auf Satzspiegel vorgesehen ist, sollte ein Balkenmaßstab auf der Tafel oder Abbildung vorhanden sein, da dies genauer ist als Angaben auf der Tafel- oder Abbildungserläuterung.

Im **Literaturverzeichnis** ist außer Seitenangaben auch die Zahl der Textabbildungen, Tabellen und Tafeln anzugeben. Die Jahrgangs- oder Band-Nr. ist fett zu formatieren.

Jedes einzelne Zitat entspricht dabei einem Absatz, dessen erste Zeile am Seitenrand, ohne Absatzeinzug beginnt (hängend). Die weiteren Zeilen sind dagegen (automatisch oder Tab.) eingerückt. Zwischen den Zitaten werden keine Leerzeilen eingeschoben.

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und historische Geologie

Heft 39, 1999

INHALT

Scherzinger, Armin & Günter Schweigert: Die Ammoniten-Faunenhorizonte der Neuburg-Formation (Oberjura, Südliche Frankenalb) und ihre Beziehungen zum Volgium 3

Haberl, Heinz, Gerhard Schairer, Günter Schweigert & Arnold Zeiss: Ein erster Fund von *Hybonoticeras* im Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Südliche Frankenalb, Bayern) 13

Schairer, Gerhard, Kazem Seyed-Emami, Mahmoud Reza Majidifard & Mohammad Mahammadi-Monfared: Erster Nachweis von Untertithon in der Chaman Bid-Formation an der Typuslokalität bei Bash Kalateh (Zentral Koppeh-Dagh, NE-Iran) 21

Witt, Wolfgang w.: Süßwasser-Ostracoden aus den untermiozänen Oncophora-Schichten der Vorlandmolasse Niederbayerns 33

Rückert-Ülkümen, Neriman & Ernst Dieter Müller: Larven von *Aphanius* sp. (Teleostei, Cyprinodontidae) aus dem jungtertiären Seeton von Wemding (Nördlinger Ries) 51

Rossmann, Thorsten & Michael W. Maisch: Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse 69

Böhme, Madelaine: Doppelschleichen (Sauria, Amphisbaenidae) aus dem Untermiozän von Stubersheim 3 (Süddeutschland) 85

Darga, Robert, Madelaine Böhme, Ursula Göhlich & Gertrud Rössner: Reste höherer Wirbeltiere aus dem Alttertiär des Alpenvorlandes bei Siegsdorf/Oberbayern 91

Bernor, Raymond L., Thomas M. Kaiser, Laszlo Kordos & Robert S. Scott: Stratigraphic Context, Systematic Position and Paleoecology of *Hippotherium sumegense* Kretzoi, 1984 from Mn 10 (Late Vallesian of the Pannonian Basin) 115

Uhlig, Undine: Neue Kleinsäugerfunde aus dem Oligozän (MP 24, 25) der subalpinen Molasse 151

Kostopoulos, Dimitris S. & Sevket Sen: Late Pliocene (Villafranchian) Mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey 165

Selmeier, Alfred: Streufunde präquartärer Hölzer aus alpinen Regionen 203

Selmeier, Alfred: Kieselhölzer (Bombax, Carapa, Cinnamomum) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter, Ostmolasse Bayerns 219

München, 15. Dezember 1999
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger GmbH, 84503 Altötting
ISSN 0077–2070

HECKMAN
BINDERY, INC.
Bound-To-Please®
JUNE 01
N. MANCHESTER, INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01428 9565